

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN OUTAOUAIS

EFFETS DE LA DIVERSITÉ SUR LA CROISSANCE DE JEUNES ARBRES DE
LA FORÊT TEMPÉRÉE : RÔLE DE LA LUMIÈRE ET STRATÉGIES DE
DISTRIBUTION DE LA BIOMASSE

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉE
DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR
MARC-OLIVIER MARTIN-GUAY

JANVIER 2017

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT-PROPOS

Le développement de mon mémoire sera présenté sous la forme de deux articles scientifiques. Dans le chapitre II, les résultats de cinq années d'échantillonnage de la lumière sont présentés. Le chapitre III traite de l'intégration des données racinaires aux analyses de l'ED en 2012. J'ai réalisé l'ensemble du traitement des données, des analyses statistiques et de l'écriture pour les deux manuscrits, sous la supervision de mon directeur, le Pr Christian Messier (UQO, UQÀM), et de mon codirecteur, le Pr Alain Paquette (UQÀM). Le premier article (Chapitre II) est une deuxième version d'un travail récemment complété. Le deuxième article (Chapitre III) a déjà connu une révision informelle par les pairs à travers le réseau IDENT. De ces révisions, une seule mènera potentiellement à une qualité de coauteur pour le contributeur, *i.e.* celle du Pr Peter B. Reich (University of Minnesota) sur une modification des analyses reliées aux Figures 3.1 et 3.4.

Ma participation pour la récolte de données au site montréalais d'IDENT a été importante de l'automne 2014 à l'automne 2015. Cela inclut deux inventaires de fin de saison de croissance, *i.e.* diamètres de tous les arbres les deux fois et une fois toutes les hauteurs; un inventaire des dommages et de la mortalité; un échantillonnage de l'humidité du sol; et un échantillonnage du pourcentage de lumière transmis au sol. Pour tous ces inventaires, j'ai assuré la coordination du travail de terrain et supervisé des équipes de stagiaires. Ce sont surtout ces derniers qui ont rendu ce travail possible. Je tiens personnellement à les remercier pour tous les efforts qu'ils ont déployés.

J'aimerais aussi remercier le Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT) et le programme en Modélisation de la complexité de la forêt (MCF) pour leur soutien financier.

Finalement, je me dois de noter la chance incroyable que j'ai eue de travailler avec les gens, autant compétents que sympathiques, qui arpentent les corridors de l'Institut des Sciences de la Forêt tempérée (ISFORT).

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES	x
RÉSUMÉ....	xii
CHAPITRE I	
INTRODUCTION	1
1.1 Problématique	1
1.2. État des connaissances	4
1.2.1 Diversité et productivité chez les arbres.....	4
1.2.2 Diversité et interception de la lumière.....	8
1.2.3 Stratégie d'allocation du carbone aux racines.....	10
1.2.4 Croissance et diversité au site montréalais d'IDENT	12
1.3 Objectifs et hypothèses de travail	16
CHAPITRE II	
DIVERSE COMMUNITIES OF YOUNG TREES CAPTURE MORE LIGHT BUT THIS DOES NOT REFLECT ON THEIR BIOMASS	18
Authors.....	18
Abstract	19
2.1 Introduction	20
2.2 Methods.....	23

2.2.1 Experimental design and location.....	23
2.2.2 Light capture and biomass surveys.....	24
2.2.3 Statistical analyses.....	25
2.3 Results.....	30
2.4 Discussion	32
Acknowledgement.....	35
References	36
Supporting information	40
CHAPITRE III	
INCLUDING BOTH ABOVE- AND BELOW-GROUND BIOMASS IN A DIVERSITY EXPERIMENT WITH TREES REVEALS A GREATER IMPORTANCE OF COMPLEMENTARITY	51
Authors.....	51
Abstract	52
3.1 Introduction.....	54
3.2 Methods.....	56
3.2.1 Experimental design and location.....	56
3.2.2 Below-ground and above-ground biomass assessment	58
3.2.3 Statistical analysis.....	59
3.3 Results.....	62
3.4 Discussion	63
Acknowledgements	66
References	67
Supporting information	71

CHAPITRE IV	
CONCLUSION	78
BIBLIOGRAPHIE	83

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.1	Effet de diversité net sur la biomasse aérienne au terme de la quatrième saison de croissance pour chacun des mélanges au site montréalais d'IDENT en 2012.....	13
1.2	Déviation proportionnelle de la biomasse en racines fines pour toutes les communautés de deux et quatre espèces au site montréalais d'IDENT en 2012.....	15
2.1	Relation between fraction of absorbed photosynthetically active radiation and basal area in a plot for each species richness level.....	41
2.2	Relation between fraction of absorbed photosynthetically active radiation and basal area in a plot for different values of the principal components community weighted means.....	42
2.3	Net effects on the fraction of absorbed photosynthetically active radiation and their annual responses to: already existing biodiversity effects on basal area; and functional dispersion in above-ground traits.....	43
2.4	LI-191 line quantum sensor (LI-COR) sampling locations in plots for the two first surveys of light capture (2011 and 2012).....	46
2.5	Relations between fraction of absorbed photosynthetically active radiation and basal area for each monoculture and mixture separately.....	47
2.6	Both principal components kept in the principal component analysis of the height above-ground traits.....	48

2.7	Simulations of net effects on fraction of absorbed photosynthetically active radiation following null hypothesis.....	49
3.1	Proportional deviation on below- vs. above-ground biomass and on total vs. above-ground biomass in the 24 mixtures where roots were sampled.....	71
3.2	Mean net effects (Observed - Expected) on belowground to aboveground biomass ratios for each tree species mixtures.....	72
3.3	Structural equation model of the direct and indirect effects of micro-topography on overyielding in total biomass and on response of below-ground to above-ground ratios.....	73
3.4	Comparison of complementarity effects and selection effects on below- vs. above-ground biomass in the 7 two-species mixtures where roots were identified at the species level.....	74
3.5	<i>A priori</i> structural equation model from which relationship are removed until all remaining causal links are significant.....	75
3.6	Example of biodiversity effects calculations with and without consideration of belowground parts.....	76

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
2.1	Variables in the models explaining light capture, net effect on light capture and annual increase in biodiversity effects on biomass.....	40
2.2	Species present in the experiment and their respective trait values used in analyses.....	44

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

AIC	Critère d'information d'Akaike (« Akaike Information Criterion »)
APAR	PAR absorbés (« Absorbed PAR »)
B:A	Ratio entre biomasse souterraine et aérienne (« Below- to Above-ground »)
BEF	Biodiversité et fonctionnement de l'écosystème (« Biodiversity and Ecosystem Functioning »)
BIODEPTH	Biodiversité et processus écologiques dans les écosystèmes herbacés terrestres (« BIODiversity and Ecological Processes in Terrestrial Herbaceous ecosystems »)
CE	Effet de la complémentarité (« Complementarity Effect »)
CWM	Moyenne pondérée de la population (« Community Weighted Mean »)
D _T	Déviation proportionnelle (« proportional Deviation »)
ED	Effet de la diversité (« Diversity Effect »)
fAPAR	Fraction d'APAR (fraction of APAR »)
FD	Diversité fonctionnelle (« Functional Diversity »)
FDis	Dispersion fonctionnelle (« Functional Dispersion »)
G	Surface terrière (« basal area »)
IDENT	Réseau international d'expériences sur la diversité avec des arbres (« International Diversity Experiment Network with Trees »)
LAI	Indice de surface foliaire (« Leaf Area Index »)

LDMC	Teneur foliaire en matière sèche (« Leaf Dry Matter Content »)
LUE	Efficacité d'utilisation de la lumière (« Light Use Efficiency »)
NE	Effet net de la diversité (« Net Effect »)
PAR	Rayons photosynthétiquement actifs (« Photosynthetically Active Radiation »)
PCA	Analyse en composantes principales (« Principal Component Analysis »)
RGR	Taux relative de croissance (« Relative Growth Rate »)
RY	Rendement relatif (« Relative Yield »)
SE	Effet de sélection (« Selection Effect »)
SLA	Surface spécifique foliaire (« Specific Leaf Area »)
SR	Richesse spécifique (« Species Richness »)
TPO	Théorie du partitionnement optimal (« Optimal Partitioning Theory »)

RÉSUMÉ

L'effet de la biodiversité sur la croissance dans les communautés végétales est largement accepté. Cependant les mécanismes qui gouvernent cet effet sont peu connus, en particulier dans les écosystèmes forestiers. La complémentarité dans l'utilisation des ressources disponibles, qu'elles soient aériennes ou souterraines, est souvent avancée comme l'un des mécanismes hypothétiques. La lumière et la croissance racinaire étant d'une grande importance dans la dynamique forestière, leur rôle dans ces mécanismes a ici été étudié. Dans une expérience de biodiversité comprenant 12 espèces d'arbres de la forêt tempérée et ayant deux gradients indépendants de richesse spécifique et de diversité fonctionnelle, les observations de la lumière capturée et du ratio biomasse souterraine : biomasse aérienne dans les mélanges ont été comparées avec celles des monocultures. Les effets de diversité obtenus avec et sans la biomasse souterraine ont aussi été comparés.

Il a été trouvé : (1) qu'il y avait plus de capture de lumière dans les mélanges que ce qui était attendu selon les monocultures; (2) que cela n'influait pas les futurs effets sur la biomasse; (3) que l'allocation de la biomasse entre parties aérienne et souterraine ne changeait pas en réponse à la diversité; (4) et que l'importance de l'effet de complémentarité était sous-estimée lorsque la biomasse racinaire était ignorée. Ce dernier résultat provenait de la corrélation négative entre la dominance des espèces en mélange et leur ratio biomasse souterraine : biomasse aérienne. Effectivement, cela surestimait la contribution des espèces dominantes en absence de racines, c'est-à-dire l'effet de sélection. Cette corrélation serait très probable dans les expériences de diversité, même pour les herbacées, et d'une grande importance pour l'interprétation des mécanismes sous-jacents. Au-delà de cette nuance dans l'interprétation des études sur la relation entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème, ce travail représente un ajout significatif et unique aux évidences qui s'accumulent sur les mécanismes expliquant cette relation.

MOTS-CLÉS : biodiversité et fonctionnement de l'écosystème; diversité fonctionnelle; expérience de biodiversité; partitionnement des niches aériennes; effet de complémentarité et de sélection; IDENT; capture de lumière; allocation de biomasse

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 Problématique

Traditionnellement, en écologie, la biodiversité a été considérée comme un épiphénomène engendrée par des facteurs abiotiques, que ce soit directement ou indirectement par la voie de changement dans des processus écosystémiques (Loreau, 2010). Toutefois, la préoccupation grandissante face à la perte globale de biodiversité a obligé la communauté scientifique à évaluer l'impact d'une telle perte sur le fonctionnement des écosystèmes. Cela a amené le développement d'une nouvelle discipline qui consacre un rôle à la biodiversité dans l'écosystème, un concept en voie de devenir un nouveau paradigme selon certains (Caliman *et al.*, 2010; Naeem, 2002), soit l'études de la biodiversité et du fonctionnement de l'écosystème (BEF pour « Biodiversity and Ecosystem Functioning »). Dans les deux dernières décennies, près de 600 expériences manipulant le plus souvent la richesse spécifique (SR pour « Species Richness »), ont permis l'émergence de consensus à propos de l'effet de la diversité (ED) sur différentes fonctions écosystémiques, notamment la croissance des producteurs primaires (Cardinale *et al.*, 2011). Cette prolifération de connaissances a généré une prise de conscience de l'importance de la biodiversité dans le bon fonctionnement des écosystèmes et dans leur capacité à fournir des services écosystémiques (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Bien que le sujet soit encore ouvert au débat (Ricketts *et al.*, 2016), Cardinale *et al.* (2012) ont démontré le caractère crucial de la biodiversité pour une panoplie de ces services, dont les services d'approvisionnement comme la production de bois.

Certains ont discuté de la pertinence des études BEF comme argument pour la conservation de la biodiversité, critiquant la simplicité des dispositifs expérimentaux alors que la réalité est beaucoup plus complexe, avec des extinctions non-aléatoires et des communautés à plusieurs niveaux trophiques (Caliman *et al.*, 2010; Srivastava et Vellend, 2005; Wardle, 2016). De plus, la majorité des études BEF ont été réalisées à l'échelle locale alors que la perte de biodiversité globale ne s'observerait pas à cette échelle selon certains (Vellend *et al.*, 2013). Au contraire, en comparant des écosystèmes perturbés par l'activité humaine et des points de référence sans perturbation, d'autres ont observé une perte de biodiversité à cette même échelle (Murphy et Romanuk, 2014), suggérant une potentielle perte de fonctions dans ces systèmes. Srivastava et Vellend (2005) notent tout de même que les connaissances sur la relation BEF permettent de faire des choix de gestion éclairés afin de restaurer certaines fonctions écosystémiques altérées. Cela s'applique selon moi dans tous les cas où nous façonnons la composition en espèce d'un écosystème, y compris dans le cas des plantations forestières (voir Hartley, 2002).

Malgré l'importance écologique et socio-économique des écosystèmes forestiers, peu d'expériences manipulant la diversité des arbres au-delà de deux espèces existent (Scherer-Lorenzen *et al.*, 2007; Tobner *et al.*, 2014), la majorité des expériences BEF sur les producteurs primaires ayant été réalisées avec des herbacées (Cardinale *et al.*, 2011). Une analyse des quelques résultats accumulés dans la littérature permet néanmoins d'identifier un effet positif de la diversité des arbres sur la productivité des forêts (Nadrowski *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2012). En prenant compte des conditions climatiques et environnementales, Paquette et Messier (2011) ont eux aussi trouvé un ED positif sur la productivité dans leur analyse des parcelles forestières permanentes québécoises, un effet qui se manifestait avec plus grande force en forêt boréale comparativement à la forêt tempérée. La fonction de productivité est évidemment importante pour l'industrie forestière par son lien direct avec les services d'approvisionnement, mais elle est aussi intrinsèquement reliée à d'autres services de

régulation comme la séquestration du carbone atmosphérique (*e.g.* Isbell *et al.*, 2014). Dès lors, cet ED observé de la forêt tempérée à la forêt boréale (Paquette et Messier, 2011) doit être décortiqué afin de mettre en lumière la mécanique des processus qui mènerait ultimement à ces services améliorés.

Loreau et Hector (2001) ont d'ailleurs mis au point une méthode statistique permettant, avec la connaissance des performances en monoculture, le partitionnement de l'ED net (NE) en effet de sélection (SE) et effet de complémentarité (CE). Tandis que le SE s'explique par l'identité des espèces présentes dans le mélange, la mécanique de la complémentarité est plus complexe, car elle peut agir sous différentes formes d'interactions positives et de partitionnements des niches (Loreau et Hector, 2001). Ce partitionnement des niches pourrait se faire au niveau aérien avec la lumière, et/ou au niveau du sol avec l'eau et les nutriments. Il n'y a cependant qu'un nombre limité d'études BEF qui vont au-delà de cette séparation statistique des NE et qui analysent les mécanismes sous-jacents au CE (Sapichanskas *et al.*, 2014).

Bien que la production de biomasse souterraine d'un peuplement puisse représenter 50 % de sa production totale (*e.g.* Helmisaari *et al.*, 2002), la majorité des études BEF ne prend pas en compte l'influence de la biodiversité sur celle-ci et sur la biomasse racinaire résultante suite au renouvellement des racines fines (Brassard *et al.*, 2011; Lei *et al.*, 2012). Et pourtant, des stratégies différentes de distribution de la biomasse existent entre les différentes espèces, étant potentiellement plastiques pour certaines (Poorter *et al.*, 2012), ce qui pourrait biaiser les conclusions obtenues en étudiant l'une ou l'autre des fractions de la biomasse séparément. L'influence de la biodiversité sur la distribution de la biomasse peut également être étudié en soi (Bessler *et al.*, 2009), ce qui donne un indice de la qualité du milieu. En effet, selon la théorie d'optimalité de Bloom *et al.* (1985), l'allocation du carbone devrait se faire préférentiellement vers les organes acquérant la ressource limitant le plus la

croissance, *e.g.* vers les racines en condition de stress hydrique. Cela dit, l'étude de l'ED sur un service de régulation comme la séquestration du carbone profitera d'une connaissance plus détaillée de l'ED sur la biomasse totale et son allocation.

C'est dans l'objectif de répondre à ces diverses lacunes dans nos connaissances fondamentales que le présent travail a été entrepris, et cela, dans le cadre d'une expérience de biodiversité établie il y a sept ans avec des semis d'arbres de la forêt tempérée. Les potentiels mécanismes responsables des ED y étant observés ont été investigués. L'accent a d'abord été mis sur les ED sur l'interception de la lumière, dont l'importance dans les ED annuels sur la croissance a été évaluée. En second lieu, l'intégration de la biomasse souterraine aux calculs d'ED a permis de caractériser les potentiels changements dans la stratégie de distribution de la biomasse des arbres. Cette intégration a aussi rendu possible le calcul d'ED sur la biomasse totale et l'évaluation de la validité du partitionnement statistique des NE.

1.2. État des connaissances

1.2.1 Diversité et productivité chez les arbres

Dès le début du XIX^e siècle, on a évoqué l'idée que les arbres d'espèces variées pourraient utiliser les ressources de manières différentes et que plus de productivité serait ainsi engendrée dans les mélanges (von Cotta, 1828 dans Pretzsch, 2005). Les résultats des premières expériences à long terme en foresterie ont cependant montré que pour plusieurs sites, les monocultures d'espèces très productives (comme *Pseudotsuga menziesii* ou *Picea abies* en Europe) ne sont jamais surpassées par les mélanges en termes de production de biomasse sèche (Pretzsch, 2005). Il y aurait donc rarement des rendements supérieurs transgressifs (« transgressive overyielding » tel que discuté dans Schmid *et al.* (2008), *i.e.* quand le rendement d'un mélange est

plus élevé que celui de la monoculture la plus productive). Pretzsch (2005) a tout de même noté des exemples où les mélanges de deux espèces sont jusqu'à 30% plus productifs comparativement à la moyenne pondérée de leurs monocultures respectives. Il attribue ce résultat aux différences entre les niches écologiques des espèces, *e.g.* la tolérance à l'ombre ou l'ontogénie de la croissance. Au contraire, des réductions en productivité allant jusqu'à 30 % ont été observées dans d'autres cas. Ces réductions résulteraient d'un chevauchement de ces niches et d'une grande compétition interspécifique. En excluant les études ne comprenant que des mélanges à deux espèces, Nadrowski *et al.* (2010) ont quant à eux trouvé, dans leur revue de la littérature, des relations constamment positives entre productivité et SR. Ils ont cependant noté une influence plus importante de l'identité plutôt que de la SR dans les études l'ayant prise en compte.

Dans des études basées sur des observations en milieu naturel, ce même patron d'ED positif se manifeste, et ce, en contrôlant pour l'influence des conditions climatiques sur la productivité (Paquette et Messier, 2011; Vilà *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2012). Pour certaines études de moins grande envergure, l'absence d'ED ou même un ED négatif ont cependant été observés (Jacob *et al.*, 2010; Vilà *et al.*, 2003). Il est intéressant de noter que, comme proposé dans Pretzsch (2005), Zhang *et al.* (2012) ont démontré, dans leur méta-analyse, l'importance de la présence d'espèces avec des tolérances à l'ombre contrastées pour l'obtention d'un ED positif.

Les études observationnelles n'arrivent toutefois pas à clairement mettre en lumière les mécanismes sous-jacents aux ED. Par exemple, elles n'arrivent souvent pas à comparer des peuplements mélangés avec des monocultures et à isoler l'effet associé à l'identité des espèces. Ces études peinent aussi à séparer l'effet de la diversité fonctionnelle (FD) de celui de la SR, toutes deux naturellement corrélées (Tobner *et al.*, 2014). Les premières études BEF ont en effet été critiquées à cause de la forte probabilité de trouver des espèces très productives dans leurs assemblages

synthétiques riches en espèces et de leur incapacité à séparer cet effet d'échantillonnage (« sampling effect »; Huston, 1997). En connaissant les performances en monoculture, la méthode statistique de Loreau et Hector (2001) permet de séparer le SE du reste de l'ED net (NE, soit la biomasse observée - biomasse attendue), un indice qui généralise ce concept d'effet d'échantillonnage à toutes espèces dont la performance en monoculture est corrélée à son niveau de dominance dans les mélanges. La partie restante du NE est associée à la facilitation et/ou au partitionnement des niches, englobés tous deux dans le CE (Loreau et Hector, 2001). Ce partitionnement des niches peut agir potentiellement au niveau de n'importe quelle ressource pour laquelle des stratégies différentes d'acquisition entre les espèces réduisent la compétition pour l'obtenir. Ultiment, le partitionnement des niches peut augmenter l'acquisition de cette ressource à l'échelle de la communauté et sa productivité.

Ces niches peuvent être spatiales. C'est le cas par exemple quand des stratégies différentes de répartition verticale des racines engendrent une utilisation améliorée de l'espace du sol dans le mélange (*e.g.* Bolte et Villanueva, 2006; Brassard *et al.*, 2011); ou quand l'architecture des canopées de différentes espèces s'agencent d'une manière telle qu'il y a plus d'interception de la lumière (*e.g.* Sapijanskas *et al.*, 2014). Ces niches peuvent aussi être temporelles. Par exemple, Sapijanskas *et al.* (2014) ont trouvé que des phénologies foliaires complémentaires étaient plus importantes que des architectures complémentaires pour l'interception de la lumière dans leur système tropical saisonnier. Lang *et al.* (2014) ont suggéré quant à eux que l'augmentation de l'ED sur l'acquisition de l'azote qu'ils ont observé provenait fort probablement de phénologies différentes dans l'acquisition de cet élément. Ces niches pourraient également être associées à la forme sous laquelle sont acquises les ressources. Par contre, dans les projets de Sardinilla (Oelmann *et al.*, 2010; Zeugin *et al.*, 2010) et de BEF China (Lang *et al.*, 2014), même s'il y avait des ED positifs sur les stocks d'azote dans certains de leurs mélanges, il a été difficile d'attribuer clairement ces résultats à

une utilisation différentielle des formes d'azote (Trogisch, 2012). Il existe du moins un potentiel pour un tel partitionnement des niches dans nos forêts tempérées (*e.g.* Templer et Dawson, 2004). Un autre aspect non négligeable quand il est question de niches souterraines est l'expansion de celles-ci à la mycorrhizosphère. La symbiose avec les mycorhizes et leur diversité peuvent en effet influencer la relation entre diversité et productivité chez les arbres (Lovelock et Ewel, 2005) et les herbacées (Klironomos *et al.*, 2000; Rudgers *et al.*, 2004).

En se basant sur l'équation écologique de production (productivité primaire brute = ressources disponibles \times proportions capturées \times efficacités d'utilisation) développée par Monteith (1977), Richards *et al.* (2010) ont fait la revue des effets des peuplements mixtes sur la nutrition des arbres. Ils ont donc exploré l'influence de la diversité non seulement sur l'acquisition et l'efficacité de l'utilisation des ressources, mais aussi la disponibilité des ressources. Une rétroaction entre la diversité et les réserves disponibles de ressources cadre parfaitement avec le concept de réciprocité entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème intégrée dans la nouvelle discipline BEF (Loreau, 2010). Que ce soit pour la lumière ou les ressources du sol, il ne faut donc pas se limiter à l'idée que des plantes de formes différentes occuperont les niches disponibles plus efficacement. Il faut aussi prendre en considération que les plantes influenceront avec le temps la qualité de ces niches. Dans l'expérience de Sardinilla, Sapijanskas *et al.* (2013) ont d'ailleurs trouvé que les interactions causées par la litière de leurs arbres étaient le plus important facteur dans l'explication de la variation résiduelle de la croissance, *i.e.* celle non-expliquée par la compétition pour la lumière. Ils ont suggéré que l'augmentation temporelle des ED trouvée dans cette expérience serait conforme avec une rétroaction interspécifique positive de la litière sur la nutrition des individus. Un autre phénomène similaire et largement étudié est celui de l'apport en azote par les symbiotes fixateurs de certains arbres, ce qui augmente la productivité des mélanges qu'ils occupent (Binkley, 2003; Forrester *et*

al., 2006). Ces deux derniers exemples mettent en évidence la présence de facilitation dans certains écosystèmes forestiers.

1.2.2 Diversité et interception de la lumière

La compétition pour la lumière est reconnue comme étant un déterminant majeur de la dynamique de succession forestière (Purves et Pacala, 2008). Avec les simulations d'un modèle de succession effectuées avec un gradient de diversité, Morin *et al.* (2011) ont découvert un ED positif sur la productivité induit seulement que par cette compétition asymétrique pour la lumière. C'était principalement des CE qui étaient en cause. Le mécanisme principal expliquant les CE aurait été une réponse plus rapide à un événement de mortalité avec une diversité plus élevée en tolérance à l'ombre et en capacité de croissance. Cela concorde avec l'importance de l'hétérogénéité en tolérance à l'ombre trouvée dans la méta-analyse de Zhang *et al.* (2012).

Les observations dans les études BEF pointent généralement vers une interception de la lumière augmentée par la diversité. Par exemple, dans le réseau BIODDEPTH, les communautés d'herbacées les plus riches en espèce étaient celles qui capturaient le plus de lumière (Spehn *et al.*, 2005), une tendance retrouvée dans certaines forêts (DeClerck *et al.*, 2005; Unger *et al.*, 2013). Comme pour la biomasse, cet ED sur l'interception de la lumière peut découler de la présence d'espèces très efficaces dans cette interception, donc de SE. En accord avec ce point, certains auteurs ont trouvé que l'identité était un déterminant important de l'interception de la lumière (DeClerck *et al.*, 2005; Seidel *et al.*, 2013). Dans leurs mélanges d'*Abies alba* et de *Picea abies*, Forrester et Albrecht (2014) ont mesuré une augmentation dans les APAR (« Absorbed Photosynthetically Active Radiation ») relativement aux monocultures, mais ils ont aussi utilisé une autre approche en quantifiant l'efficacité de l'utilisation de la lumière (LUE pour « Light Use Efficiency »), défini comme la croissance en

surface terrière par unité d'APAR. Ils ont associé l'augmentation en LUE d'*A. alba* dans les mélanges avec une diminution de la compétition interspécifique, comparativement à une intense compétition intraspécifique en monoculture. Cette notion de LUE fait directement référence à l'efficacité d'utilisation des ressources dans l'équation écologique de production (Monteith, 1977) et peut être liée à des ED positifs.

Bien que toutes ces observations sur des NE dans l'interception de la lumière apportent une information intéressante en soi, elles ne permettent pas de conclure si ces effets résultent d'un partitionnement des niches aériennes ou de mécanismes souterrains augmentant la biomasse foliaire. Tout en contrôlant pour la biomasse aérienne déjà présente et grâce à des simulations réalisées à l'aide d'un modèle calibré d'interception de la lumière, Sapijanskas *et al.* (2014) ont testé plusieurs hypothèses qui ont révélé les différents mécanismes sous-jacents au partitionnement des niches aériennes dans l'étude BEF de Sardinilla. Ils ont découvert une complémentarité des niches spatiales et temporelles, ainsi qu'une plasticité architecturale augmentant l'efficacité du partitionnement des niches spatiales. Les simulations théoriques de Yachi et Loreau (2007) démontrent aussi une complémentarité dans l'architecture, engendrant une «relaxation compétitive». Cependant, un autre facteur associé au caractère asymétrique de la compétition pour la lumière ressort de leur modèle théorique, soit un débalancement compétitif. Celui-ci peut amener des NE négatifs sur la biomasse si la relaxation compétitive moyenne de toutes les espèces, *i.e.* lorsque la compétition intraspécifique est supérieure à la compétition interspécifique, ne compense pas pour la dominance compétitive de certaines espèces dans un mélange.

Suite à ces avancées théoriques, Yachi et Loreau (2007) ont aussi créé un modèle empiriquement applicable avec la connaissance des intensités lumineuses au-dessus et au sol des parcelles, et des LAI (« Leaf Area Index »). Ils font appel à une notion

d'efficacité pour quantifier un indice de complémentarité indépendant de la biomasse foliaire présente. En appliquant ce modèle sur des herbacées, Vojtech *et al.* (2008) ont trouvé que l'indice de complémentarité expliquait presque toute la variation du NE sur l'interception de la lumière. Par contre, ni le NE sur l'interception ni la complémentarité architecturale n'arrivaient à expliquer les quelques NE positifs sur la biomasse qu'ils ont observés.

1.2.3 Stratégie d'allocation du carbone aux racines

Bloom *et al.* (1985) ont aidé au développement de la théorie du partitionnement optimal (TPO) en appliquant des concepts économiques à l'utilisation des ressources. La théorie prédit que l'allocation des ressources internes ou déjà acquises devrait se faire préférentiellement vers là où la plante acquiert la ou les ressources qui limitent le plus la croissance (*e.g.* vers les parties aériennes dans des conditions de haute fertilité édaphique et/ou d'ombrage). Près de 20 ans plus tard, Reich (2002) a fait la thèse que les études sur l'allocation, ou plus précisément la distribution de biomasse, étaient peu concluantes, car une mauvaise interprétation était souvent faite en l'absence de contrôle pour les changements ontogéniques dans la distribution. Il a même suggéré de discuter de la pertinence de la TPO.

La tendance ontogénique générale chez les espèces ligneuses est une augmentation de la biomasse de la tige au détriment des feuilles et racines (Poorter *et al.*, 2012). Par exemple, des expériences en serre ont permis d'observer qu'après une période de temps fixe, les semis d'érable rouge et de pin blanc avaient alloué moins de biomasse aux racines avec un ajout d'azote ou d'eau au sol, tandis qu'aucun changement dans la distribution n'a été observé pour l'érable à sucre et le chêne rouge (Canham *et al.*, 1996). Il faut considérer que, dans une certaine mesure, des changements ontogéniques peuvent biaiser ces résultats si le développement est plus rapide dans

certaines conditions, comme pour le pin blanc qui passe de 25 à 69 % de biomasse totale allouée à la tige entre 2 et 65 ans (Peichl et Arain, 2007). Un autre exemple plus direct est celui des forêts de *Pinus contorta* étudiées par Litton *et al.* (2003), où une densité élevée en surface terrière donnait une allocation racinaire élevée, ce à quoi l'on s'attend avec une compétition plus élevée pour les ressources du sol. Cependant, cette conclusion aurait été biaisée. En effet, ce changement d'allocation était une simple conséquence ontogénique, les arbres étant plus petits dans les peuplements à haute densité (Litton *et al.*, 2003).

En contrôlant pour l'ontogénie cette fois, *i.e.* en comparant des semis de biomasses similaires, Reich *et al.* (1998) n'ont pas réussi à trouver d'effet du régime d'intensité lumineuse sur la fraction de biomasse foliaire pour des espèces de la forêt boréale. La biomasse allouée à la tige à faible intensité lumineuse était néanmoins augmentée au détriment de la fraction racinaire, soutenant partiellement la TPO. Comme cela n'affecte pas directement la surface foliaire, les auteurs ont tout de même jugé que les changements de traits morphologiques, comme l'augmentation du SLA avec la diminution de l'intensité lumineuse, étaient les processus de plasticité les plus importants pour s'acclimater aux conditions de lumière. On peut soutenir du moins que la biomasse de plus allouée à la tige était une stratégie à plus long terme pour atteindre des zones de plus grande disponibilité photonique.

Les méta-analyses de McCarthy et Enquist (2007) et de Poorter *et al.* (2012) ont intégré des relations allométriques pour la croissance des différentes fractions de la biomasse afin de contrôler le facteur ontogénique. Malgré le fait que les auteurs ne soient pas arrivés à trouver un patron interspécifique qui confirmerait la TPO, ils ont noté que plusieurs espèces avaient des réponses plastiques consistantes avec ses prédictions. En accord avec Reich (2002), ils ont suggéré que la plasticité morphologique est plus importante pour s'adapter à l'environnement. Il faudrait donc

s'assurer de nuancer l'interprétation de résultats montrant une réponse de la distribution de biomasse à l'aide des changements dans les traits fonctionnels.

Si les disponibilités en lumière et azote peuvent toutes deux influencer la distribution en biomasse de semis (Kobe *et al.*, 2010; Reich *et al.*, 1998), un ED sur ces disponibilités par le mécanisme du partitionnement des niches pourrait en toute logique entraîner des changements dans cette distribution. Dans BIODDEPTH, Spehn *et al.* (2005) ont d'ailleurs fait l'observation que la biomasse racinaire était affectée de manière moindre que la biomasse aérienne par la diversité. De manière semblable, Nadrowski *et al.* (2010) ont trouvé des ED majoritairement positifs sur la biomasse aérienne dans les peuplements intégrés à leur revue, mais des ED sur la biomasse racinaire tendant à être nuls ou inconsistants. Bessler *et al.* (2009) ont quant à eux spécifiquement testé l'hypothèse d'un ED sur cette distribution dans l'expérience BEF de Jena. Leurs communautés d'herbacées avec plus de SR et/ou comprenant plus de groupes fonctionnels avaient une croissance aérienne plus élevée pour une croissance racinaire équivalente aux communautés moins riches, donc des ratios de biomasse souterraine : aérienne (B:A pour « below- to above-ground ») plus bas. Cependant, ils n'ont pas contrôlé pour la taille finale des plantes dans leurs communautés.

1.2.4 Croissance et diversité au site montréalais d'IDENT

Le réseau international d'expériences sur la diversité avec des arbres (IDENT pour « International Diversity Experiment Network with Trees ») est l'un des différents efforts mis en place pour combler le manque d'études BEF réalisées avec des systèmes arborés (Tobner *et al.*, 2014). Ses designs expérimentaux à haute densité et petites surfaces de plantation favorisent la formation rapide d'interactions entre les arbres, tout en permettant la diminution des effets confondants abiotiques. De plus, leur approche à deux gradients orthogonaux permet une séparation de l'effet de la SR

et de la FD (Tobner *et al.*, 2014), ce qui n'est pas possible dans les analyses basées sur des observations étant donné leur forte corrélation naturelle (*e.g.* Paquette et Messier, 2011).

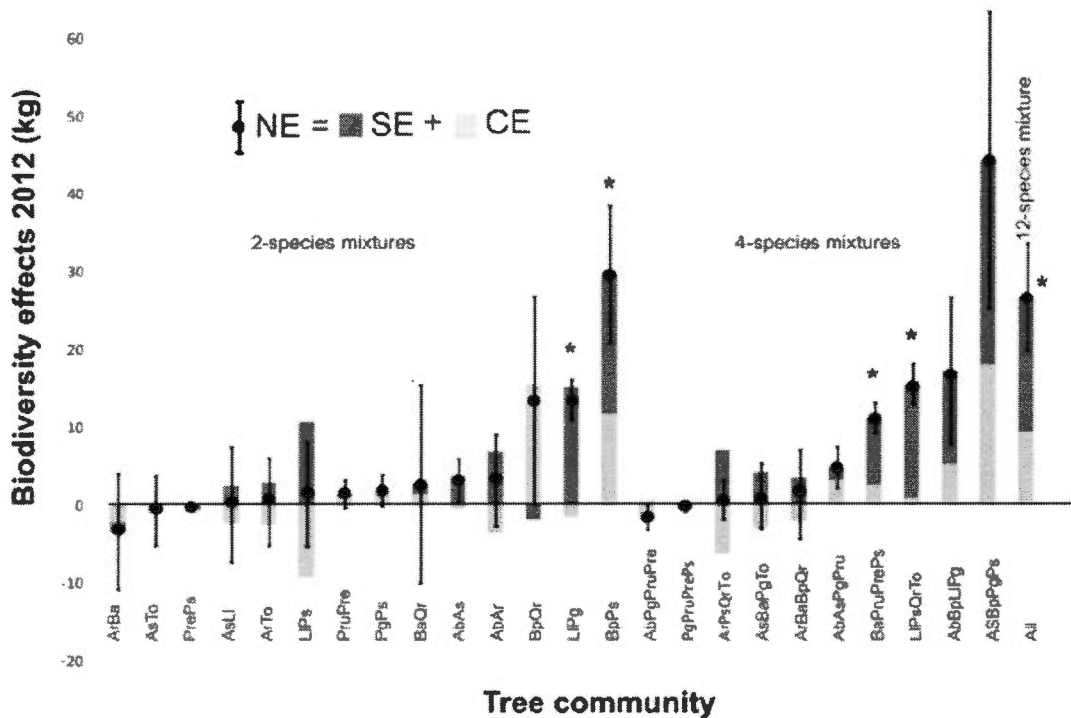


Figure 1.1 Effet de diversité net (NE, \pm erreur-type) sur la biomasse aérienne au terme de la quatrième saison de croissance pour chacun des mélanges au site montréalais d'IDENT en 2012. Les NE sont séparés en effet de sélection (SE, foncé) et effet de complémentarité (CE, pâle). Seuils de signification du test de Student : * $p < 0.05$; ° $p < 0.1$. Ab - *Abies balsamea*, Li - *Larix laricina*, Pg - *Picea glauca*, Pre - *Pinus resinosa*, Pru - *Picea rubens*, Ps - *Pinus strobus*, To - *Thuja occidentalis*, Ar - *Acer rubrum*, As - *Acer saccharum*, Ba - *Betula alleghaniensis*, Bp - *Betula papyrifera* et Qr - *Quercus rubra*. Figure 3 dans Tobner *et al.* (2016; reproduit avec permission).

Les résultats des quatre premières années de croissance au site montréalais d'IDENT ont montré un SE, tel que statistiquement défini par Loreau et Hector (2001), prépondérant dans le NE sur la biomasse aérienne (Tobner *et al.*, 2016). Les parcelles les plus productives en moyenne étaient celles de *Larix laricina* en monoculture. Il y avait donc absence d'un rendement supérieur transgressif significatif. Plus précisément, les NE positifs observés dans 19 des 25 communautés sont expliqués à 70 % par le SE tandis que le reste est attribuable au CE (Fig. 1.1; Tobner *et al.*, 2016). Ce résultat concorde avec l'observation de Nadrowski *et al.* (2010) sur l'importance de l'identité. Par contre, une des tendances émergente des résultats des études BEF serait l'augmentation des ED avec le temps (Cardinale *et al.*, 2012; *e.g.* Sapijanskas *et al.*, 2013). Par ailleurs, la méta-analyse de Cardinale *et al.* (2007) démontre que le CE serait le principal responsable de l'augmentation des ED. La persistance de l'importance du SE dans le temps devrait donc être vérifiée idéalement pour s'assurer de la validité de cette observation, en particulier pour un système arboré évoluant à plus long terme et cumulant les effets dans sa biomasse à travers le temps.

En mesurant la biomasse des racines fines à la fin de la saison de croissance de 2012, Archambault (2015) a trouvé l'effet contraire. La déviation proportionnelle (D_T) pour la biomasse racinaire était négative en moyenne et tendait à être plus négative avec une augmentation de la FD (Fig. 1.2; D_T est en fait le NE divisé par la valeur attendue; Loreau, 1998). Dans les mélanges en 2012, il y avait donc une tendance à avoir plus de biomasse aérienne que ce qui était attendu avec moins de biomasse racinaire en moyenne que ce qui était attendu. C'est la principale raison pourquoi ce travail s'est orienté vers l'ED sur la distribution de la biomasse.

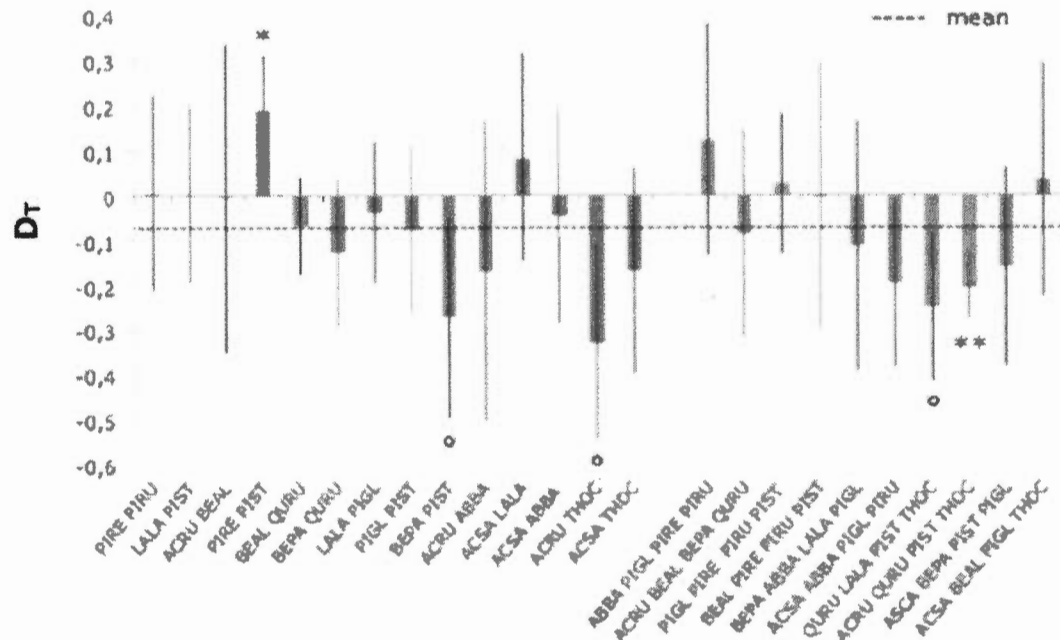


Figure 1.2 Déviation proportionnelle ($D_r \pm$ écart-type) de la biomasse en racines fines (0 - 40 cm) pour toutes les communautés de deux et quatre espèces ordonnées de gauche à droite par indice de FD (index 1-8) au site montréalais d'IDENT en 2012. Seuils de signification pour le test de Student : ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; ° $p < 0.1$. ABBA - *Abies balsamea*, LALA - *Larix laricina*, PIGL - *Picea glauca*, PIRE - *Pinus resinosa*, PIRU - *Picea rubens*, PIST - *Pinus strobus*, THOC - *Thuja occidentalis*, ACRU - *Acer rubrum*, ACSA - *Acer saccharum*, BEAL - *Betula alleghaniensis*, BEPA - *Betula papyrifera* et QURU - *Quercus rubra*. Figure 1.7 dans Archambault (2015; reproduit avec permission).

En analysant la performance de chaque espèce individuellement, Tobner et al. (2016) font remarquer que les quatre conifères sempervirents ayant des rendements relatifs (RY pour « relative yield ») significativement inférieurs à 1 pour la biomasse en tige dans les mélanges (*Abies balsamea*, *Picea glauca*, *Pinus strobus* et *Thuja occidentalis*; Fig. 6 dans Tobner et al., 2016), sont parmi les espèces qui ont produit le plus de biomasse racinaire en monoculture (Fig. 1.6 dans Archambault, 2015).

L'inverse est aussi vrai, les espèces ayant des RY significativement supérieur à 1 (*Betula alleghaniensis*, *Betula papyrifera*, *Larix laricina* et *Quercus rubra*) sont de celles ayant produit très peu de biomasse racinaire en monoculture. Si en se basant sur la biomasse aérienne, la biomasse des espèces dominantes a été surestimée, et inversement pour les espèces dominées, le SE calculé sur la biomasse totale pourrait donc être moins nuancé que celui obtenu avec la biomasse aérienne seule.

1.3 Objectifs et hypothèses de travail

L'objectif principal de ce travail était de comprendre les processus menant à des ED sur la biomasse dans les écosystèmes forestiers avec comme système d'étude, une expérience de biodiversité comprenant de jeunes arbres d'espèces de la forêt tempérée. (a) En premier lieu, les ED sur l'interception de la lumière ont été quantifiés afin de mettre à jour le rôle de la lumière dans les ED positifs sur la biomasse, la compétition pour la lumière étant reconnue comme un déterminant majeur de la dynamique forestière. (b) En second lieu, l'ED sur la distribution de la biomasse entre ses parties aérienne et souterraine a été établi pour 2012. (c) Finalement, une biomasse totale sera estimée pour la même année, ce qui permettra d'évaluer si les stratégies différentes de distribution de la biomasse engendrent des erreurs dans l'interprétation des ED sur la croissance basés uniquement sur la biomasse aérienne.

Les hypothèses spécifiques qu'il a fallu tester afin de répondre à ces objectifs sont les suivantes :

(a1) Il y a un ED positif sur l'interception de la lumière indépendant de la biomasse aérienne déjà présente.

(a2) Ces ED sur l'interception de la lumière expliquent en partie les ED subséquents observés pour la biomasse aérienne.

(b1) Il y a un ED négatif sur le ratio biomasse souterraine : biomasse aérienne.

(b2) Les mélanges qui ont cet ED en (b1) le plus prononcé, ce qui représente potentiellement une forte complémentarité souterraine, ont aussi des ED très élevés sur la biomasse totale.

(c1) Les ED sur la biomasse totale sont plus bas que ceux obtenus à partir de la biomasse aérienne seule, concordant avec l'hypothèse (b1).

(c2) La contribution relative du SE dans le NE est moindre lorsque ces deux effets sont calculés avec la biomasse totale plutôt qu'avec la biomasse aérienne, indiquant par le fait même, une plus grande importance du CE.

Si certains voient une contradiction entre l'hypothèse (a1) et (b1), il faut expliquer pourquoi il en est ainsi. Effectivement, une augmentation de l'interception de la lumière par complémentarité signifie théoriquement plus de biomasse souterraine afin de permettre une acquisition des ressources du sol en équilibre avec l'augmentation en carbone fixé. Cependant, si ces deux hypothèses étaient robustes aux tests statistiques, une interprétation très intéressante pourrait être faite. Cela signifierait que la complémentarité dans l'acquisition des ressources du sol, qui ne sera pas étudiée ici, jouerait un rôle assez important pour que la lumière devienne la ressource qui limite le plus la croissance, et ce, malgré la présence d'un partitionnement des niches aériennes augmentant l'efficacité d'absorption de la lumière.

CHAPITRE II

DIVERSE COMMUNITIES OF YOUNG TREES CAPTURE MORE LIGHT BUT THIS DOES NOT REFLECT ON THEIR BIOMASS

Authors

Marc-Olivier Martin-Guay*¹, Alain Paquette² and Christian Messier^{1, 2}

¹ Institut des sciences de la forêt tempérée (ISFORT), Université du Québec en Outaouais (UQO), 58 rue Principale, Ripon, QC, Canada, J0V 1V0

² Center for Forest Research, Université du Québec à Montréal, PO Box 8888, Centre-Ville Station, Montréal, QC H3C 3P8, Canada

* Corresponding author: marcoliviermartinguay@hotmail.com

Other emails (in order of appearance):

alain.paquette@gmail.com

messier.christian@uqam.ca

Abstract

Although the body of evidence about a positive effect of biodiversity in forests is growing, studies directly tackling the mechanism behind these effects remain scarce. A long-standing hypothesis is that mixed stands would benefit from increased light capture through complementarity between, for example, shade tolerant and intolerant species. Its theoretical foundations have been already proven sound, but it has rarely been demonstrated empirically. Here we use five years of light capture and biomass data at the Montreal site of the International Diversity Experiments Network with Trees (IDENT) to make that demonstration. The temporal nature of the data permitted us to control for previous diversity effects on biomass which can be confounding with respect to the origin of diversity-enhanced light capture.

There was no effect of species richness on light capture, but great variability originated from differences in composition. When light capture in mixtures was compared to expected values from the corresponding monocultures, positive diversity effects on light capture were found, which increased with time. Functional diversity played a small but positive role that increased in importance through time, while functional identity was the least relevant variable. However, these light capture responses to diversity were not correlated to the annual responses in biomass. This result challenges the meaning of the observed diversity effects on light capture.

KEYWORDS: biodiversity and ecosystem functioning; light partitioning; tree diversity experiment; functional diversity; IDENT

Résumé

Bien que les évidences s'accumulent en ce qui a trait à l'influence positive de la biodiversité en forêt, les études qui examinent les mécanismes sous-jacents à ces effets restent peu nombreuses. Depuis longtemps, il est soutenu que les peuplements mixtes bénéficieraient d'une capture de la lumière améliorée à travers une complémentarité entre, par exemple, des espèces tolérantes et intolérantes à l'ombre. Les études théoriques ont confirmé le bien-fondé de cette hypothèse, mais rare ont été les tentatives de le faire empiriquement. Les données de capture de lumière et de biomasse du site montréalais du « International Diversity Experiments Network with Trees » (IDENT) seront utilisées à cette fin. La qualité temporelle des données nous a permis de contrôler pour les effets antérieurs sur la biomasse qui peuvent être confondant lorsqu'il s'agit de l'origine des effets de la diversité sur la capture de la lumière.

Aucun effet de la richesse spécifique sur la capture n'a été détecté, mais une grande variabilité était associée aux différentes compositions. Quand les captures de la lumière en mélange étaient comparées aux valeurs attendues selon leurs monocultures correspondantes, des effets positifs de la diversité ont été observés, ces derniers augmentant dans le temps. La diversité fonctionnelle jouait un petit rôle positif qui semblait aussi grandir en importance dans le temps, tandis que l'identité fonctionnelle était la variable avec le plus faible pouvoir prédictif. Cependant, cette réponse positive de la capture à la diversité n'était pas corrélée à l'accroissement annuel dans la réponse de la biomasse. Ce dernier résultat réduisait la portée de tous ceux obtenus précédemment.

MOTS-CLÉS : biodiversité et fonctionnement de l'écosystème; partitionnement des niches aérienne; expérience de diversité avec des arbres; diversité fonctionnelle; IDENT

2.1 Introduction

In a world where timber demand is more and more met through forest plantations, mostly monocultures, a more profound knowledge of the role of biodiversity in these large-scale novel ecosystems is needed (Verheyen *et al.*, 2016). It has already been shown that tree species diversity was more than a mere result of environmental filters in natural forests, influencing positively productivity (Liang *et al.*, 2016; Paquette & Messier, 2011; Vilà *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2012), but the mechanisms responsible for these effects are still scarcely studied (Sapijanskas *et al.*, 2014). Zhang *et al.* (2012) found an interesting avenue in their global meta-analysis, where heterogeneity in shade tolerance explained more of these positive effects than species richness (SR). This sustains an old and widespread hypothesis, that mixed stands would benefit from a complementarity between canopy shade-intolerant and understory shade-tolerant tree species (Pretzsch, 2005).

The asymmetric competition for light is considered one of the most influencing force driving forest dynamics, and its interaction with biodiversity could be highly relevant in predictive models at the global scale (Purves & Pacala, 2008). A forest succession model has shown that SR could enhance productivity through variability in shade tolerance and growth capacity (Morin *et al.*, 2011). More directly, biodiversity-ecosystem functioning (BEF) experiments with grasslands systems have shown that light capture can be enhanced with SR (Spehn *et al.*, 2005; Vojtech *et al.*, 2008). This effect has been found in forests as well, through light capture (DeClerck *et al.*, 2005; Unger *et al.*, 2013), but also in the use of spatial (Seidel *et al.*, 2013) and temporal niches (Sapijanskas *et al.*, 2014).

While light transmittance and its response to diversity can be of interest by themselves, they fall short to investigate the mechanisms behind biodiversity effects on biomass. This is because enhanced light capture can also be an effect of enhanced

biomass with diversity, and not its cause (Sapijanskas *et al.*, 2014). A net effect on light capture efficiency was proposed to answer this issue for herbaceous communities (Yachi & Loreau, 2007). Even though it was possible to link this new metric to energy absorption, no relationship with biomass overyielding was found (Vojtech *et al.*, 2008). Sapijanskas *et al.* (2014) were well aware of this issue in the Sardinilla experiment. They used simulations of a calibrated model as a workaround, and found that temporal niche complementarity was probably the strongest mechanism explaining light partitioning in their tropical dry forest system.

Using only data from the seven years old Montreal experiment part of the International Diversity Experiments Network with Trees (IDENT; Tobner *et al.* 2014), we have undertaken to validate the implication of light partitioning in the positive effects on biomass observed in the experiment's mixtures (Tobner *et al.*, 2016). Although, SR had no effect on biomass after the fourth year of growth in this experiment, 19 out of the 25 mixtures presented overyielding (Tobner *et al.*, 2016). At each step, potentially confounding biodiversity effects on above-ground biomass originating from other mechanisms, *e.g.* below-ground niche complementarity, had to be taken into account. Basal area (G) was used as a proxy for above-ground biomass and as a way to control for other biomass-enhancing mechanisms. Light capture and stem dimension measurements over five consecutive years offered a unique opportunity to control for anterior diversity effects on biomass and their legacy effects on light capture. Four distinct hypotheses were tested:

i) Species richness (SR) will not increase light capture when comparing plots with similar G .

ii) Light capture in mixtures will be larger than expected from monocultures, independently or not from previous biodiversity effect on G .

iii) Functional diversity will increase differences between light captures in mixtures and their expected values from monocultures, and this effect will increase through time.

iv) Biodiversity effects will increase annually according with observed NE on light capture in the same year.

2.2 Methods

2.2.1 Experimental design and location

The experimental site is located on the Macdonald Research Farm at McGill University (Sainte-Anne-de-Bellevue, Quebec, Canada, 45°28' N, 73°45' W, 36 m a.s.l.). The soil is a Typic Endoaquent (Humic Gleysol) with a pH_{water} of 6.3 in the 0- to 20- cm sandy loam layer (containing, on average, 78 % sand, 6 % silt, 16% clay; Rivest *et al.*, 2015). The experiment, part of IDENT (see www.treedivnet.ugent.be/ExpIDENT.html) was established in the spring of 2009 when nearly 14 000 trees were planted on less than 1 ha formerly used for agriculture. They were distributed in Cartesian grid plots containing 64 individuals (8 x 8 rows; 50-cm spacing) and separated from each other by ~1.25 m corridors to reduce interactions between tree plots and allow movement of personnel and equipment without disturbing the plots. These corridors were trenched with a 30 cm incision during the summer in 2011 and 2012 to prevent roots from neighbouring tree communities from interacting.

The treatments investigated here are twelve monocultures, fourteen two-species, ten four-species and one twelve-species mixtures of randomly distributed species (with restrictions to prevent clumping) from North American temperate forests, *i.e.* 5

broadleaf species: *Acer rubrum* L., *Acer saccharum* Marsh., *Betula alleghaniensis* Britton, *Betula papyrifera* Marsh. and *Quercus rubra* L.; and 7 coniferous species: *Abies balsamea* (L.) Mill., *Larix laricina* (DuRoi) K. Koch, *Picea glauca* (Moench) Voss, *Picea rubens* Sarg., *Pinus resinosa* Aiton., *Pinus strobus* L. and *Thuja occidentalis* L.. Each treatment was replicated in four randomized blocks. For each species richness (SR) level, mixtures compositions were randomly selected from all possible combinations of those species and placed along a functional diversity (FD) gradient. This gradient was based on twelve functional traits and a multidimensional functional dispersion index (Laliberté & Legendre, 2010) with which it was possible to form the eight FD classes used to draw mixtures (for more detailed information on the design, see Tobner *et al.* 2014).

2.2.2 Light capture and biomass surveys

Understory light availability surveys took place during five summers when trees were fully foliated (July and August of 2011; July 21th to August 17th in 2012; July 9th to 25th in 2013; August 19th to 25th in 2014; July 28th to August 7th in 2015). The first two surveys were performed with LI-191 line quantum sensors (LI-COR), and LI-190 quantum sensors (LI-COR) as above-canopy references. To correct for discrepancies between LI-190 and LI-191, corrections were applied using regressions of measurements by both sensor types under identical light conditions. For both under and above canopy measurements, all subsequent surveys were carried out using BF Sunshine sensors (Delta-T Devices; models 2, 3 and 5; Paquette, Bouchard & Cogliastro 2007). All three types of sensors evaluate the amount of photosynthetically active radiation (PAR; $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$). The BF Sunshine sensors output global and diffuse PAR, the latter being obtained by an internal shading system permitting to annul the effect of direct radiation on the device. The LI-190/1 does not discriminate between both types of radiation, but was used under uniformly cloudy conditions

when all light is diffuse. For sake of simplicity, PAR will always mean diffuse PAR from this point forward.

In each plot, PAR was measured at ground level at five different locations (Supp. Fig. 2.4). At the same time, above-canopy PAR was measured with tripods on the study site until impossible because of canopy height, then reference points were placed in an open field adjacent to the study site (Paquette, Bouchard & Cogliastro, 2007). With these two sets of data, fractions of absorbed PAR (fAPAR) were calculated following this equation:

$$fAPAR = 1 - (in\ situ\ PAR / above\ canopy\ PAR\ at\ the\ same\ time) \quad [Eq. 2.1]$$

Growth surveys took place during every fall from 2010 to 2015. Every tree in the plots had their diameter measured at 5 cm from the ground. Total basal area in a plot (G ; cm^2) was obtained by summing all the individual basal areas from living trees inside it ($\sum [Diameter^2 * 0.7854]$).

2.2.3 Statistical analyses

To test for the effect of SR in light capture, fAPAR was used as response variable. The proxy for above-ground biomass was G . Previous examination of the relations between fAPAR and G for each monoculture and mixture separately (Supp. Fig. 2.5) made it obvious that composition was an influential factor of this relation. Therefore, functional identity was used as a confounding variable in the hope it would allow greater statistical power for discerning the effect of SR. Functional identity was assessed using eight above-ground traits, *i.e.* leaf N concentration, leaf longevity, specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), wood density, shade tolerance, drought tolerance and relative growth rate (RGR), from which only SLA,

LDMC and RGR were obtained *in situ* while all the others were obtained from the literature (see Supp. Table 2.2 for details).

To avoid testing for the influence of all individual traits separately, and potential problems of multicollinearity, a principal component analysis (PCA) was performed to reduce these eight traits to two principal components (PC1 and PC2) explaining together 78 % (49 and 29 % respectively) of the variability in these traits (Supp. Fig. 2.6). The scores of our 12 tree species on PC1 and PC2, were used to compute two different community weighted means (CWM1 and CWM2), which were weighted by relative abundances in terms of G at the end of the previous year. PC1 was largely mediated by differences between deciduous and evergreen trees in leaf economic traits but also wood density; while PC2 was representative of differences between slow- and fast-growing trees. Larger values of CWM1 and CWM2 represented respectively, larger abundance of deciduous trees and larger abundance of fast-growing/shade-intolerant trees (Supp. Fig. 2.6).

For modelling $fAPAR$, a special distribution was needed. Indeed, this continuous variable is bounded between zero and one, and includes values of one. Such values were possible because of plots with canopies so dense that sensors resolutions did not permit to detect any PAR at ground level. A one-inflated beta distribution is adapted for this purpose (Ospina & Ferrari, 2009). So using all available data ($N= 3670$; each point representing a single measurement at a specific location in a plot and during a specific survey) we tested the following model:

$$fAPAR \sim random(Block) + (SR + CWM1 + CWM2) \times G + G + \varepsilon \quad [Eq. 2.2]$$

where all terms in parentheses were tested alone and in interaction with G , and ε is an error term following a one-inflated beta distribution.

To evaluate if mixtures captured more light than expected from monocultures each year, the first step was to obtain a plausible expected value. Since G seemed to be an important driver of the fAPAR (Fig. 2.1), species proportions of G in the mixtures in the previous year were used to weight the expected values. The fAPAR having a distribution skewed to the left, the use of an arithmetic weighted mean directly would have been inappropriate. Indeed, it would have underestimated the expected values in fAPAR by giving more importance to the smallest values located in the stretched tail of the distribution. Instead, we first transformed all the fAPAR so that values of one would be reduced, using the transformation $\text{fAPAR}' = (\text{fAPAR} (N - 1) + 0.5) / N$ where N is the sample size (Smithson & Verkuilen, 2006); and secondly, we normalized the distribution using a logit transformation, *i.e.* $\log(x / (1 - x))$. These logit-transformed values were then used to compute expected values for each year j :

$$\text{Expected}_j = \sum (\text{logit}(\text{fAPAR}')_i \times \frac{G_{i,j-1}}{20 \times G_{j-1}})$$

[Eq. 2.3]

where every species i measurements in logit-transformed fAPAR in monoculture are weighted by their relative abundance in G in the mixture in the previous year ($\frac{G_{i,j-1}}{20 \times G_{j-1}}$). Monocultures from all the blocks were used since the blocks were not informative in terms of fAPAR (Table 2.1a), which explains why the weight had to be divided by 20 (5 measurements x 4 replicates). Net effects (NE; observed - expected) were obtained for each mixture measurement in light capture by subtracting the logit-transformed fAPAR with its expected value ($N \approx 492$ per annual survey). To test whether or not light capture was enhanced in mixtures, we assessed whether these NE on fAPAR were different from zero using a non-parametric Wilcoxon signed-rank test.

When one compares observed and expected fAPAR, the possibility of already existing biodiversity effects is problematic because they could have created differences in G between the mixtures and their corresponding monocultures. To address this problem, biodiversity effects on G at the end of the previous year were used as a confounding variable, in the form of proportional deviation (D_T ; Loreau 1998), which can be obtained with:

$$D_T = (O_T - E_T)/E_T \quad [\text{Eq. 2.4}]$$

where O_T is the observed G in a mixture and E_T is its expected value, *i.e.* the average G of the component species in monocultures weighted by their initial relative abundances in number of individuals in 2009. To match NE on fAPAR calculations, monocultures across all blocks were used in D_T calculations. To attain normality, D_T values were log-transformed, or more precisely, the transformation was applied to a metric with the same properties as D_T named relative land output ($D_T + 1 = O_T / E_T$; Jolliffe 1997; Loreau 1998). This last metric has a null hypothesis, meaning no biodiversity effect, centered on one. Because it is strictly positive, it permits the log-transformation, which results in the more intuitive centered on zero null hypothesis familiar to NE and D_T . Since the spatial structure assumptions presented by Jolliffe (1997) were not respected, from here on, we will refer to log-transformed D_T instead of log-transformed relative land output.

The NE on fAPAR was then explained through a linear mixed model following:

$$NE_{fAPAR} \sim \text{random}(\text{Mixture/Plot}) + (FDis + D_{prev.}) \times Year + Year + CWM1 + CWM2 + \varepsilon \quad [\text{Eq. 2.5}]$$

where the random effect for intra-plot correlation (five measurements per survey) was nested in the mixture (four replicates) random effect; both terms in parentheses were

tested alone and for an interaction with Year; FDis is the functional dispersion in above-ground traits using our twelve species scores on both PCA axes together weighted by the axes importance in explaining traits variability (Supp. Fig. 2.6); $D_{prev.}$ is log-transformed D_T on G at the end of the previous year; and ε is an error term following a normal distribution. All variables in this model, except for $D_{prev.}$ were scaled and centered before fitting. This permitted to have an intercept corresponding to the average functional identity (both CWMs) and FDis, but most importantly, to an absence of previous effects on biomass, because as mentioned above, $D_{prev.}$ is centered on zero. With the variables present in the selected model (selection method further down), five different models, each one centered on a different annual survey, were fitted. We then used differences in Akaike information criterion (ΔAIC) between the selected models with and without intercept to assess if these different intercepts were informative. In the eventuality that an intercept was positive and informative at the same time for a specific survey, NE on light capture were considered positive, and this, independently of previous effects on biomass.

To validate the implication of NE on light capture for biodiversity effects on G , the following linear mixed model was used ($N \approx 98$ plots per survey):

$$\text{Increase in } D_T \text{ on } G \sim \text{random}(\text{Mixture/Plot}) + (NE_{fAPAR} + FDis + CWM1 + CWM2) \times Year + Year + \varepsilon \quad [\text{Eq. 2.6}]$$

where the dependent variable is annual increase in D_T on G ; random effects correspond to those in Eq. 2.5; all terms in parentheses were tested alone and for an interaction with Year; NE on fAPAR is the mean of the logit-transformed observed values in a mixture minus the expected values following Eq. 2.3; and ε is an error term following a normal distribution.

Backward stepwise selections were used to eliminate variables in all models (Eq. 2.2, 2.5 and 2.6). When differences in Akaike information criterion (AIC; generalized AIC for the model with a one-inflated beta distribution) between a reduced model and the initial model were larger than two, the contribution of the removed variable or interaction was considered significant. All analyses were done using R version 3.1.3 (R Core Team 2015) with packages *vegan* (Oksanen *et al.*, 2015) for the PCA, *FD* (Laliberté & Legendre 2010) for the *FD*s and *CWM*s calculations, *gamlss* (Rigby, Stasinopoulos & Lane, 2005) for the beta-distributed model, and *lme4* (Bates, Maechler, Bolker & Walker, 2014) for the linear mixed models.

2.3 Results

The selected model explaining light capture was significantly more informative than the null model (Table 2.1a; pseudo $R^2 = 0.46$). All the variables presented in Eq. 2.2 were kept in the selected model although not all contained the same amount of information. Using a model with all variables, but no interaction, it is possible to see in Table 2.1 the effect of removing a variable or adding an interaction on generalized Akaike information criterion (GAIC). Two terms seemed to be substantially more important with regards to GAIC, *i.e.* effect of total basal area (G) on the fraction of absorbed PAR (fAPAR), and its interaction with the *CWM* obtained from the first principal component of the above-ground traits PCA (Table 2.1 a).

The only reason why *SR* was kept as an explanatory variable in the selected model is because four tree species mixtures closed their canopy slightly more slowly compared to monocultures, which can be seen through a steeper slope ($p < 0.001$) with a lower intercept ($p < 0.001$) in the relation between fAPAR and G (Fig. 2.1). This effect has little importance compared to the extent with which fAPAR is affected by *CWM*₁,

and relates more to the effect of CWM2 in terms of information (Fig. 2.2; Table 2.1a). Indeed, we see that plots containing larger abundance of deciduous trees (larger values of CWM1; Supp. Fig. 2.6) closed their canopies faster than those with larger abundance of evergreen trees, but from 400 cm² and above in *G* per plot (25 m²/ha), captured less PAR (Fig. 2.2).

Net effects (NE) on light capture were significantly superior to zero, meaning more light was being captured in mixtures than expected from monocultures (Wilcoxon signed-rank test: $V = 2.0 \times 10^6$, $p < 0.001$). The selected model explaining NE on light capture was significantly more informative than the null model (Table 2.1b; pseudo $R^2 = 0.25$). All the variables presented in Eq. 2.5 were kept in the selected model, except for CWM2. As in the model explaining light capture, Table 2.1 shows that not all variables are equivalent in terms of information. Previous biodiversity effects ($D_{\text{prev.}}$; log-transformed proportional deviation on *G* at the end of the previous year) and the interaction of this variable with time were the most informative variables (Table 2.1b). The relation of $D_{\text{prev.}}$ with NE on light capture was positive but decreased with time (Fig. 2.3). Time was most important through its interaction with the other variables but also had a positive effect on light capture NE (Table 2.1b). *FDis* had a positive effect on light capture, which was not apparent in the first survey, but grew in importance over the years (Fig. 2.3). Even though it was the least informative factor, functional identity was represented in the model by a positive relation between CWM1, *i.e.* deciduous trees abundance, and NE on light capture.

Using the selected model variables in five different quasi identical models with the time variable centered on different surveys (meaning for example that a model centered for the 2012 survey will have the Year set to zero for all 2012 data, other surveys data being adjusted in consequence); it was found that all surveys, except the first one, had a positive and informative intercept (ΔAIC being -0.2, 5.3, 12.3, 18.9

and 24.3 for 2011 to 2015 surveys respectively). This indicates positive NE on light capture for these four surveys independent of previous effects of diversity on G .

The selected model for annual increase in biodiversity effect on G explained about 15 % of its variability. Only the interaction of CWM1 with time was significantly informative (Table 2.1c), meaning that this variable did not have a consistent impact across the years on annual increase in biodiversity effects (Table 2.1c).

2.4 Discussion

A potential for increased light capture in mixed forests with species of varying life-history strategies is a long-standing idea (Pretzsch, 2005). Using light-competition based models, theoretical studies have shown that forest (Morin *et al.*, 2011; Sapijanskas *et al.*, 2014) and herbaceous communities (Yachi & Loreau, 2007) can benefit from functional diversity in above-ground traits, creating temporal and spatial complementarity between species. But light competition is asymmetric, and there is always a possibility for competitive exclusion through imbalance in the competitive ability of species which can ultimately be detrimental to productivity in a community (Yachi & Loreau, 2007).

A recurring problem we face when trying to validate the hypothesized light partitioning mechanism in BEF experiments, is the confounding effect of other mechanisms enhancing leaf area with biodiversity, hence light capture (Sapijanskas *et al.*, 2014). So, although light capture was enhanced with species richness (SR) in BIODDEPTH grasslands (Spehn *et al.*, 2005), and in some forest BEF studies (DeClerck *et al.*, 2005; Unger *et al.*, 2013), these studies could not conclude on the nature of this effect, specifically whether it was a cause or an effect of growth

positive response to diversity. Our temporal data set permitted to control for prior biodiversity effects on growth before each of the five surveys on light capture.

As expected from the absence of a species richness effect on biomass (Tobner *et al.*, 2016), there was no important change in light capture depending on SR levels (Fig. 2.1), which confirmed our first hypothesis. The four-species mixtures captured slightly less light when plots with low basal area (G) were compared, but the relevance of this effect was negligible compared to those of the abundance in deciduous trees (CWM1), G and their interaction (Table 2.1a). When plots with low G were compared, plots with deciduous trees captured more light than plots containing mainly evergreen species, but from 400 cm² in G and above, plots with larger abundances of evergreen species captured more light on average than where deciduous trees dominated the plots (Fig. 2.2). Keeping G constant, plots dominated by fast-growing strategists (large CWM2) captured less light (Fig. 2.2). This importance of functional identity put the emphasis on the need to control for composition in our evaluation of biodiversity effects on light capture.

As stated in our second hypothesis, the observed proportions of light captured in mixtures were generally larger than expected from their monocultures ($p < 0.001$). However, this observation is not independent of other potential growth-enhancing mechanisms like below-ground complementarity. Using the selected model explaining net effects (NE; observed - expected) on light capture, it was shown that NE on light capture were positive for all surveys except the first one, and this, while controlling for previous diversity effects on G . This graphically means that the model predictions for the intercept, *i.e.* with previous diversity effect on G set at zero, was considered significantly different from zero for surveys from 2012 to 2015 (Fig. 2.3; left column).

Functional diversity was the most important variable explaining NE on light capture after previous year diversity effect and time (Table 2.1b). NE on light capture increased from survey to survey, with functional dispersion in traits (FDis) having a positive effect growing slowly in importance through time (Fig. 2.3, right column) as predicted by our third hypothesis. Assuming the observed effects of FDis and time concur with increased diversity effects on biomass, it would be supportive of the emerging trend in BEF affirming that biodiversity effects increase with time through complementarity (Cardinale *et al.*, 2007, 2012; Reich *et al.*, 2012). This increase with time could follow the slow build-up of a stratified canopy between fast- and slow-growing tree species (Williams *et al.*, in review). An important caveat to keep in mind is that the fAPAR values were transformed prior to NE calculations. This transformation could potentially make obtaining higher NE on logit-transformed values easier when the fAPAR get closer to one, or more precisely, when there is a large amount of values of one because of the sensors resolution (see Supp. Fig. 2.7). This reduces the previous confidence gained in support of our third hypothesis.

Inversely, differences in G between the mixtures and their corresponding monocultures at the beginning of a year were less and less important for explaining NE on light capture. This may be because once the canopy is closed in all the plots, these differences in G become less important for light capture, as it can be seen from the saturating curved lines of Fig. 2.1.

In the final analysis, we attempted to link these NE on light capture with the annual increases in biodiversity effects on G . NE on light capture was removed in the model selection process, indicating a poor relationship or no relationship at all between G and light responses to diversity, infirming our fourth hypothesis. This selected model was the least informative of all three (Table 2.1; pseudo $R^2 = 0.15$), with the only variable conserved being the abundance of deciduous trees (CWM1), which had an inconsistent effect through time.

The fact that the data supported our first three hypotheses can seem irrelevant without being able to link these effects with future growth response to diversity. Although statistical power could certainly not be blamed, with approximately 98 mixtures and five replicates over the years, it is possible that the annual increases in biodiversity effects were too subtle to be correctly assessed with our basal diameters surveys. This means that the metric obtained from these year to year comparisons could have been influenced by methodological errors noise (probably similar in size to diameter increments of slow-growing trees). A solution would be to assess these biodiversity effects over longer period of time, but this would only bring back the problem about the nature of light capture response to diversity, *i.e.* whether it is a cause or an effect of the biomass response to diversity.

As Vojtech *et al.* (2008) with their herbaceous communities, we were able to show a positive effect of diversity on light capture which is independent from basal area, but unable to establish a link between these effects and growth response to diversity. Species richness did not influence light capture in a consistent manner, but functional diversity had a positive effect which grew in importance over the years. This interaction with time was coupled with increasing NE on light capture through time, and could potentially be linked to shifts in dynamic important in maintaining biodiversity effects through time.

Acknowledgement

We would like to thank everybody who participated in growth and light capture surveys.

References

- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, arXiv, 1406.5823. doi:10.18637/jss.v067.i01
- Cardinale, B. J., Wright, J. P., Cadotte, M. W., Carroll, I. T., Hector, A., Srivastava, D. S., ... Weis, J. J. (2007). Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(46), 18123-18128. doi:10.1073/pnas.0709069104
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 489, 326-326. doi:10.1038/nature11373
- DeClerck, F. A. J., Barbour, M. G. & Sawyer, J. O. (2005). Resource use efficiency as a function of species richness and stand composition in upper montane conifer forests of the Sierra Nevada. *Journal of Vegetation Science*, 16(4), 443-452. doi:10.1111/j.1654-1103.2005.tb02384.x
- Hartley, M. (2002). Rationale and methods for conservating biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management*, 155, 81-95.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305. doi:10.1890/08-2244.1
- Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., ... Reich, P. B. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309), aaf8957-aaf8957. doi:10.1126/science.aaf8957
- Loreau, M. (2010). Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 365, 49-60. doi:10.1098/rstb.2009.0155
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M. & Bugmann, H. (2011). Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters*, 14, 1211-1219.

doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x

- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. & Wagner, H. (2015). *vegan*: community ecology package. R package version 2.2-1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ospina, R. & Ferrari, S. L. P. (2009). Inflated beta distributions. *Statistical Papers*, 51(1), 111-126. doi:10.1007/s00362-008-0125-4
- Paquette, A., Bouchard, A. & Cogliastro, A. (2007). A less restrictive technique for the estimation of understory light under variable weather conditions. *Forest Ecology and Management*, 242(2-3), 800-804. doi:10.1016/j.foreco.2007.01.067
- Paquette, A. & Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 170-180. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x
- Pretzsch, H. (2005). Diversity and productivity in forests : evidence from long-term experimental plots. *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal systems*, 176, 41-64. doi:10.1007/3-540-26599-6_3
- Purves, D. & Pacala, S. (2008). Predictive models of forest dynamics. *Science*, 320(5882), 1452-1453. doi:10.1126/science.1155359
- R Core Team (2015). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL:<http://www.R-project.org/>.
- Reich, P. B., Tilman, D., Isbell, F., Mueller, K., Hobbie, S. E., Flynn, D. F. B. & Eisenhauer, N. (2012). Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science*, 336(6081), 589-592. doi:10.1126/science.1217909
- Rigby, R. A., Stasinopoulos, D. M. & Lane, P. W. (2005). Generalized additive models for location, scale and shape. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C: Applied Statistics*, 54(3), 507-554. doi:10.1111/j.1467-9876.2005.00510.x
- Rivest, D., Paquette, A., Shipley, B., Reich, P. B. & Messier, C. (2015). Tree

- communities rapidly alter soil microbial resistance and resilience to drought. *Functional Ecology*, 29(4), 570-578. doi:10.1111/1365-2435.12364
- Sapijanskas, J., Paquette, A., Potvin, C., Kunert, N. & Loreau, M. (2014). Tropical tree diversity enhances light capture through crown plasticity and spatial and temporal niche differences. *Ecology*, 95(9), 2479-2492. doi:10.1890/13-1366.1
- Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E. D., Don, A., Schumacher, J. & Weller, E. (2007). Exploring the functional significance of forest diversity: a new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9, 53-70. doi:10.1016/j.ppees.2007.08.002
- Seidel, D., Leuschner, C., Scherber, C., Beyer, F., Wommelsdorf, T., Cashman, M. J. & Fehrmann, L. (2013). The relationship between tree species richness, canopy space exploration and productivity in a temperate broad-leaf mixed forest. *Forest Ecology and Management*, 310, 366-374. doi:10.1016/j.foreco.2013.08.058
- Smithson, M. & Verkuilen, J. (2006). A better lemon squeezer? Maximum-likelihood regression with beta-distributed dependent variables. *Psychological methods*, 11(1), 54-71. doi:10.1037/1082-989X.11.1.54
- Spehn, A. E. M., Hector, A., Joshi, J., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., ... Schul, E. (2005). Ecosystem effects of biodiversity manipulations in european grasslands. *Ecological Monographs*, 75(1), 37-63.
- Srivastava, D. S. & Vellend, M. (2005). Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(2005), 267-294. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152636
- Tobner, C. M., Paquette, A., Reich, P. B., Gravel, D. & Messier, C. (2014). Advancing biodiversity-ecosystem functioning science using high-density tree-based experiments over functional diversity gradients. *Oecologia*, 174, 609-621. doi:10.1007/s00442-013-2815-4
- Tobner, C. M., Paquette, A., Gravel, D., Reich, P. B., Williams, L. J. & Messier, C. (2016). Functional identity is the main driver of diversity effects in young tree communities. *Ecology Letters*, 19(6), 638-647. doi:10.1111/ele.12600
- Unger, M., Homeier, J. & Leuschner, C. (2013). Relationships among leaf area index,

below-canopy light availability and tree diversity along a transect from tropical lowland to montane forests in NE Ecuador. *Tropical Ecology*, 54(1), 33-45.

Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., ... Trasobares, A. (2013). Disentangling biodiversity and climatic determinants of wood production. *PLoS ONE*, 8(2). doi:10.1371/journal.pone.0053530

Vojtech, E., Loreau, M., Yachi, S., Spehn, E. M. & Hector, A. (2008). Light partitioning in experimental grass communities. *Oikos*, 117, 1351-1361. doi:10.1111/j.2008.0030-1299.16700.x

Williams, L., Paquette, A., Cavender-Bares, J., Messier, C. & Reich, P.B. (in review) Spatial complementarity in tree crowns drives overyielding in species mixtures.

Yachi, S. & Loreau, M. (2007). Does complementary resource use enhance ecosystem functioning? A model of light competition in plant communities. *Ecology Letters*, 10, 54-62. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00994.x

Zhang, Y., Chen, H. Y. H. & Reich, P. B. (2012). Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100, 742-749. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x

Table 2.1 Variables in the models explaining (a) light capture, (b) net effect (NE) on light capture and (c) annual increase in biodiversity effects on biomass (D_T on G). After backward stepwise selections, the model explaining light capture (see Eq. 2.2) conserved all its initial variables, while in the model explaining NE on light capture (see Eq. 2.5), CWM2 was removed; and in the model explaining annual increase in D_T on G , all variables were removed, but CWM1, time and their interaction. Differences in Akaike information criterion (ΔAIC ; $\Delta GAIC$ uses generalized AIC) between the models without interaction and reduced or increased models are shown, *i.e.* models with a removed variable (-) or an added interaction (+). At the bottom of the table, null models are also compared to the final models, which shows that the three models were all significantly more informative than their respective null models with random effects (pseudo R^2 : (a) 0.46, (b) 0.25 and (c) 0.15).

(a) Light capture			(b) NE on light capture			(c) Increase in D_T on G		
Model	GAIC	$\Delta GAIC^*$	Model	AIC	ΔAIC^*	Model	AIC	ΔAIC^*
No int.	-14840.5		No int.	6942.2		No int.	-826.5	
- Block	-14841.1	-0.5	- Year	6969.7	27.4	- Year	-825.8	0.7
- G	-13990.8	849.8	- FDis	6945.9	3.6	- CWM1	-828.1	-1.6
- SR	-14835.7	4.9	+ FDis X Year	6926.9	-15.4	+ CWM1 X Year	-837.4	-10.9
+ SR X G	-14858.0	-17.4	- CWM1	6948.3	6.1			
- CWM1	-14817.3	23.2	- $D_{prev.}$	6967.9	25.6			
+ CWM1 X G	-16194.5	-1353.9	+ $D_{prev.}$ X Year	6869.6	-72.6			
- CWM2	-14796.9	43.6						
+ CWM2 X G	-14845.4	-4.8						
Final model	-16215.4		Final model	6864.0		Final model	-838.1	
Null model	-13984.4	2231.1	Null model	7007.0	143.0	Null model	-828.8	9.4

* $\Delta GAIC$ and ΔAIC should be compared in absolute terms since removing variables will increase AIC and adding interactions will reduce AIC. Linear mixed models in (b) and (c) were fitted by ML for fixed effects comparison. D_T is proportional deviation; G is total basal area in a plot; SR is species richness; FDis is functional dispersion and CWMs are community weighted means; which are all obtained from the principal components of a PCA with above-

ground traits (see Supp. Table 2.2 and Supp. Fig. 2.6); $D_{\text{prev.}}$ is the log-transformed proportional deviation on G at the end of the previous year.

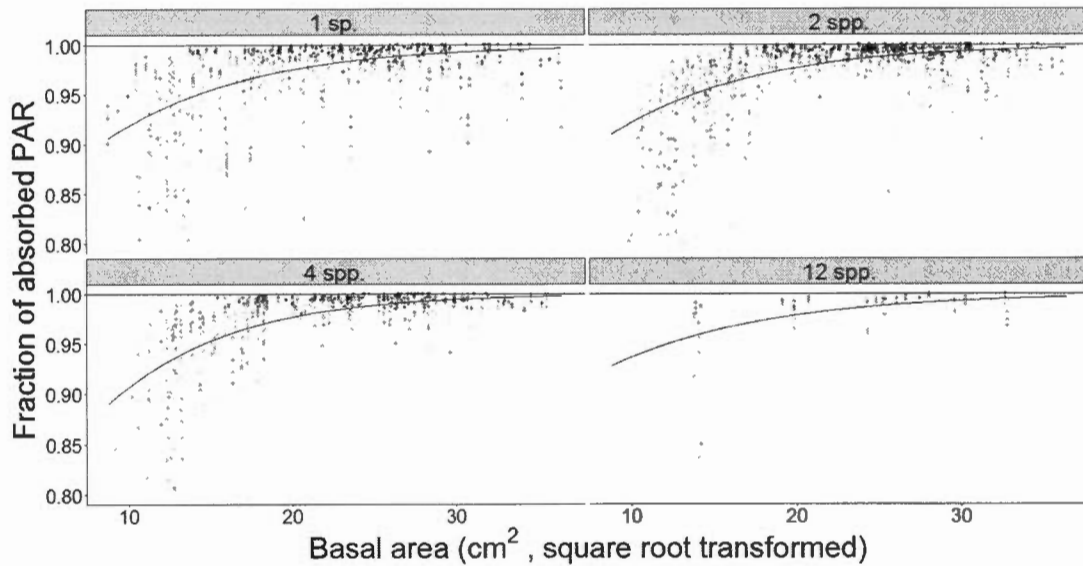


Figure 2.1 Relation between fraction of absorbed photosynthetically active radiation (fAPAR) and total basal area in a plot (G ; square root transformed so that 20 is equivalent to 400 cm²) for each species richness level (one, two, four and twelve species). Each point represents a proportion of absorbed PAR at a specific location in a plot and during a specific survey ($N= 3670$). Lines are predictions from the final model with CWMs set to their means. Compared to monocultures, only 4 tree species mixtures presented significant differences, their proportions of absorbed PAR being lower ($p < 0.001$) and the relation with G being steeper ($p < 0.001$). This translates into slower canopy closing for 4 tree species mixtures compared to monocultures.

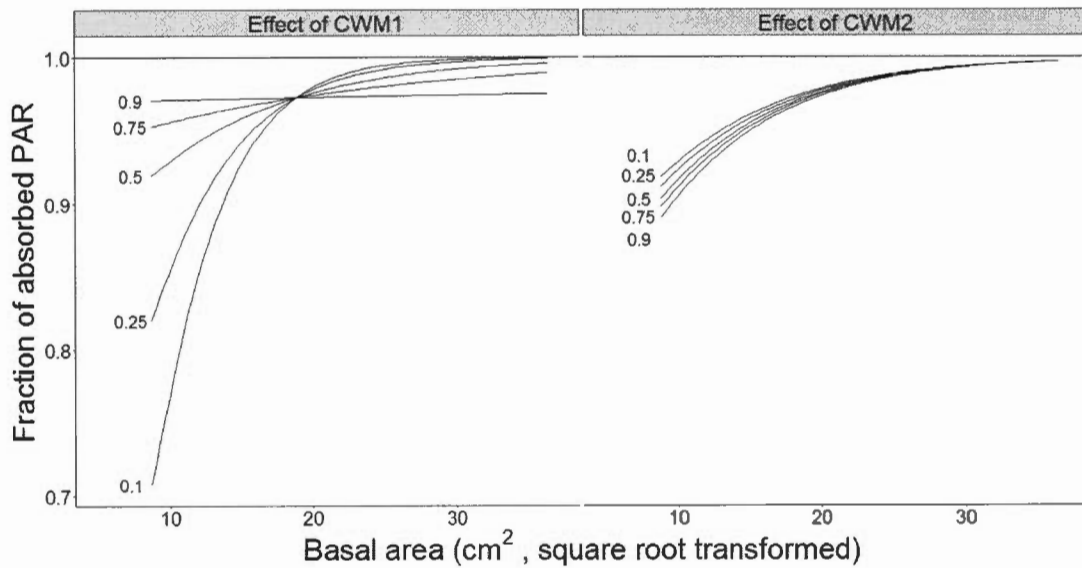


Figure 2.2 Relation between fraction of absorbed photosynthetically active radiation (fAPAR) and basal area in a plot (G ; square root transformed so that 20 is equivalent to 400 cm²) for different values of the principal components community weighted means (CWM). Small numbers in the graphs represent different percentiles of CWMs. In the left graph, larger values of CWM1 (larger abundance of deciduous trees) are characterized by rapid closing of canopy, but also smaller proportion of absorbed PAR above 400 cm². In the right graph, larger values of CWM2 (larger abundance of fast-growing trees) mean slightly lower proportion of absorbed PAR for plots with small G .

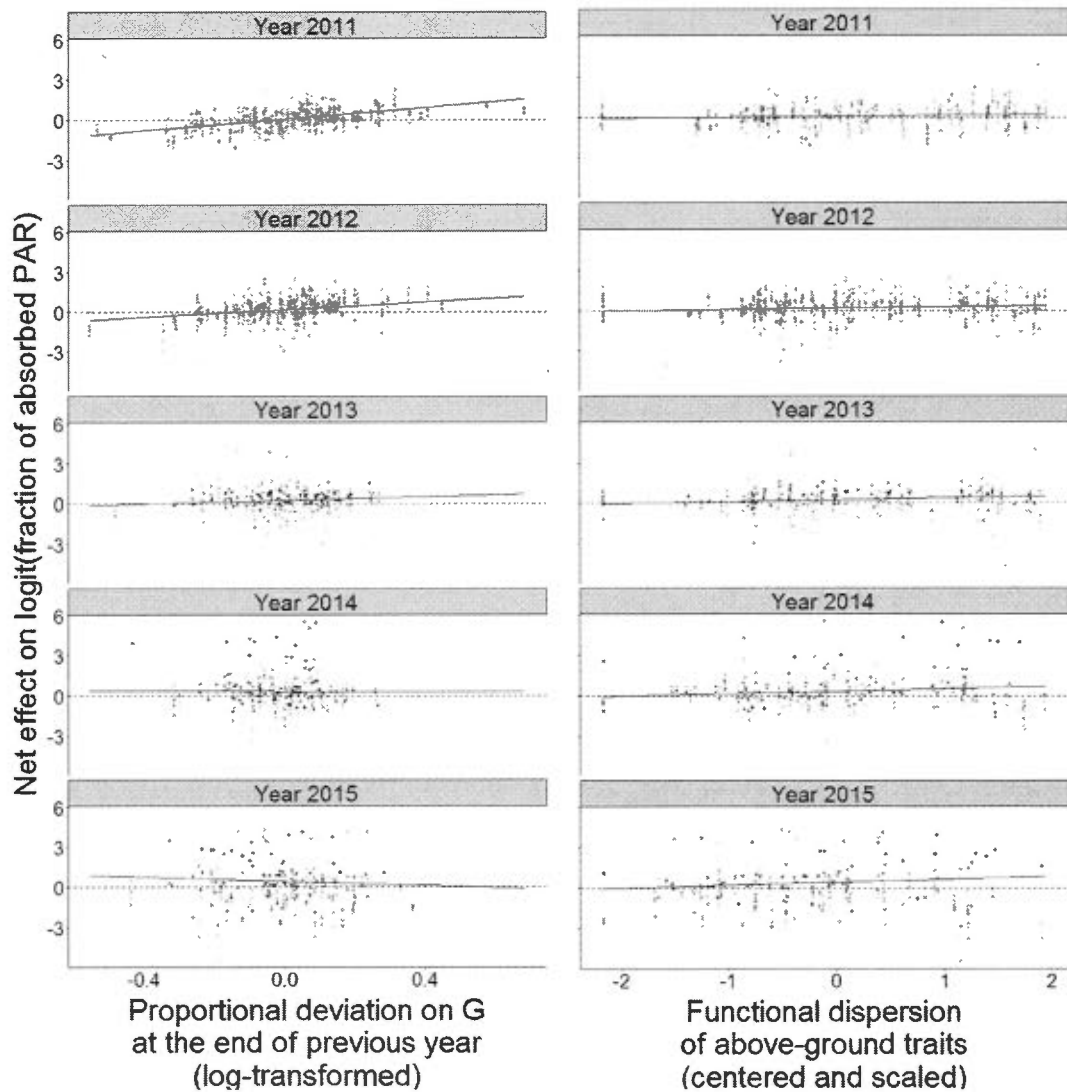


Figure 2.3 Net effects (NE) on the fraction of absorbed photosynthetically active radiation (fAPAR; logit-transformed) and their annual responses to: (left column) already existing biodiversity effects on basal area (log-transformed proportional deviation on G); and (right column) functional dispersion in above-ground traits (centered and scaled). Dashed horizontal lines represent null NE, so that points above have more light capture than expected from monocultures, and inversely for points below. Continuous lines are predictions from the final model with all other

parameters set to their means. Each point represents a single measurement at a specific location in a mixture ($N \approx 492$ per annual survey). It is possible to see that the effect of already existing biodiversity effects is diminishing through time, while the positive effect of functional diversity grows in importance through time.

Supporting information

Supplementary Table 2.2 Species present in the experiment and their respective trait values used in analyses. Traits include leaf and whole-plant traits: leaf nitrogen content (Nmass, % per unit mass), leaf longevity (Llo, months), specific leaf area (SLA, $\text{mm}^2 \text{mg}^{-2}$), leaf dry matter content (LDMC, mg g^{-1}), wood density (WD, g cm^{-3}), shade tolerance and drought tolerance (1- no tolerance to 5- maximal tolerance), and mean annual relative growth rate in monoculture from 2009 to 2014 (RGR; $\ln(\text{dry final biomass} / \text{dry initial biomass}) / \text{number of years}$; biomass estimations following method by Tobner *et al.* (2016))

Species	Code	N mass*	Llo*	SLA (<i>in situ</i>) †	LDMC (<i>in situ</i>) †	WD**	Shade Tol††	Drought Tol††	RGR (<i>in situ</i>) ‡
<i>Abies balsamea</i>	ABBA	1.7	110.0	6.2	414	0.34	5.0	1.0	1.67
<i>Acer rubrum</i>	ACRU	1.9	5.6	11.9	427	0.49	3.4	1.8	1.75
<i>Acer saccharum</i>	ACSA	1.8	5.5	11.3	412	0.56	4.8	2.3	1.76
<i>Betula alleghaniensis</i>	BEAL	2.2	5.5	13.3	326	0.55	3.2	3.0	2.01
<i>Betula papyrifera</i>	BEPA	2.3	3.6	13.1	287	0.48	1.5	2.0	2.20
<i>Larix laricina</i>	LALA	1.4	6.0	8.3	295	0.48	1.0	2.0	2.23
<i>Picea glauca</i>	PIGL	1.3	50.0	4.4	409	0.35	4.2	2.9	1.60
<i>Picea rubens</i>	PIRU	1.2	103.2	4.7	408	0.38	4.4	2.5	1.44
<i>Pinus resinosa</i>	PIRE	1.2	36.0	4.5	344	0.39	1.9	3.0	1.94
<i>Pinus strobus</i>	PIST	1.4	20.0	6.5	344	0.36	3.2	2.3	1.97
<i>Quercus rubra</i>	QURU	2.1	6.0	9.6	424	0.56	2.8	2.9	1.76

<i>Thuja occidentalis</i>	THOC	1.0	33.0	5.4	275	0.30	3.5	2.7	2.12
---------------------------	------	-----	------	-----	-----	------	-----	-----	------

Trait data sources: *GLOPNET (Wright *et al.*, 2004), †traits measured in monocultures of the experiment (Jewell, 2013), ** (Forest Products Laboratory - USDA, 1999), ††Niinemets & Valladares (2006), ‡trait measured in monocultures of the experiment by the authors and others (Tobner *et al.*, 2016).

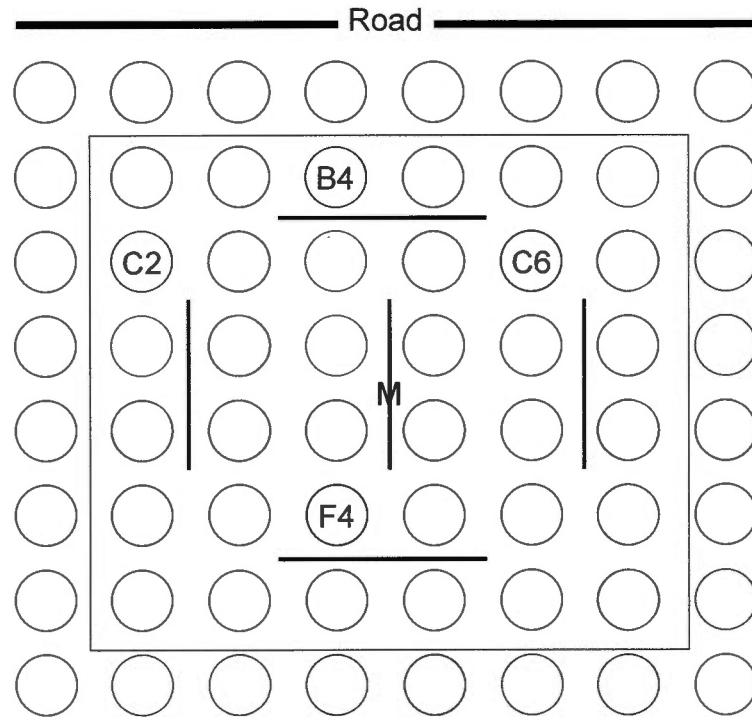
Forest Products Laboratory - USDA. (1999). Wood handbook - Wood as an engineering material. General Technical Report FPL-GTR-190.

Jewell, M. D. (2013). Tree diversity, above-below ground interactions and leaf litter decomposition. Master's thesis, Université de Sherbrooke.

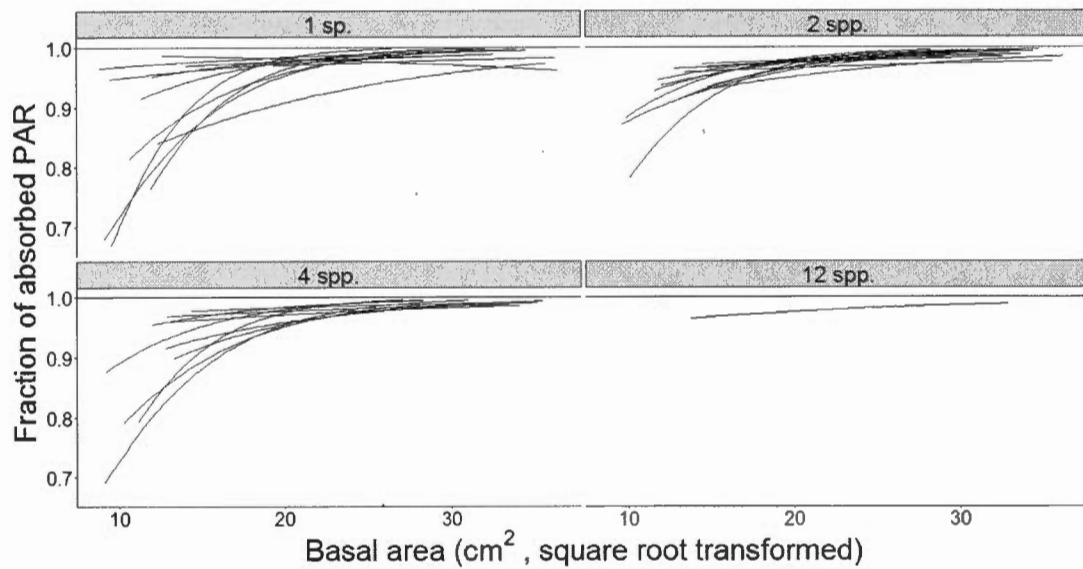
Niinemets, Ü. & Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, 76(4), 521-547. doi:10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2

Tobner, C. M., Paquette, A., Gravel, D., Reich, P. B., Williams, L. J. & Messier, C. (2016). Functional identity is the main driver of diversity effects in young tree communities, *Ecology Letters*. doi:10.1111/ele.12600

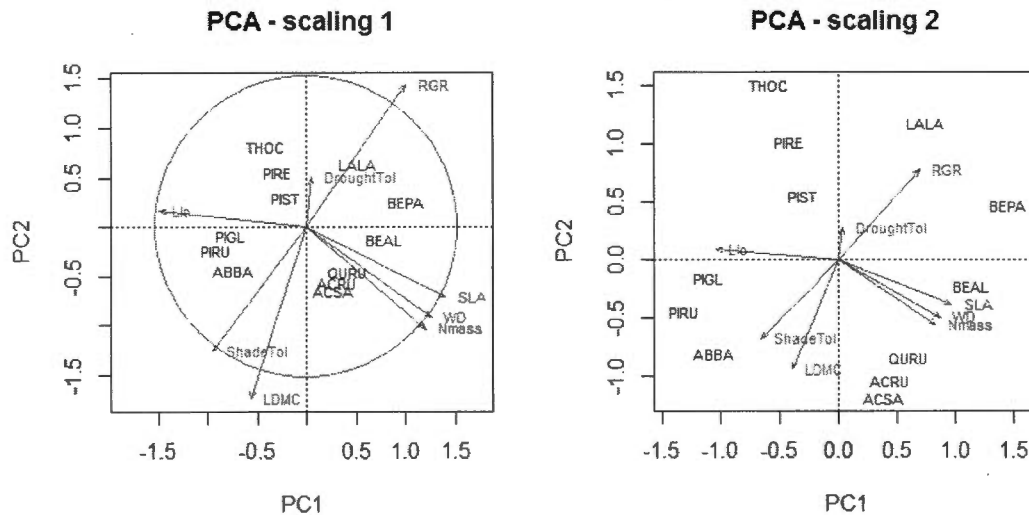
Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827. doi:10.1038/nature02403



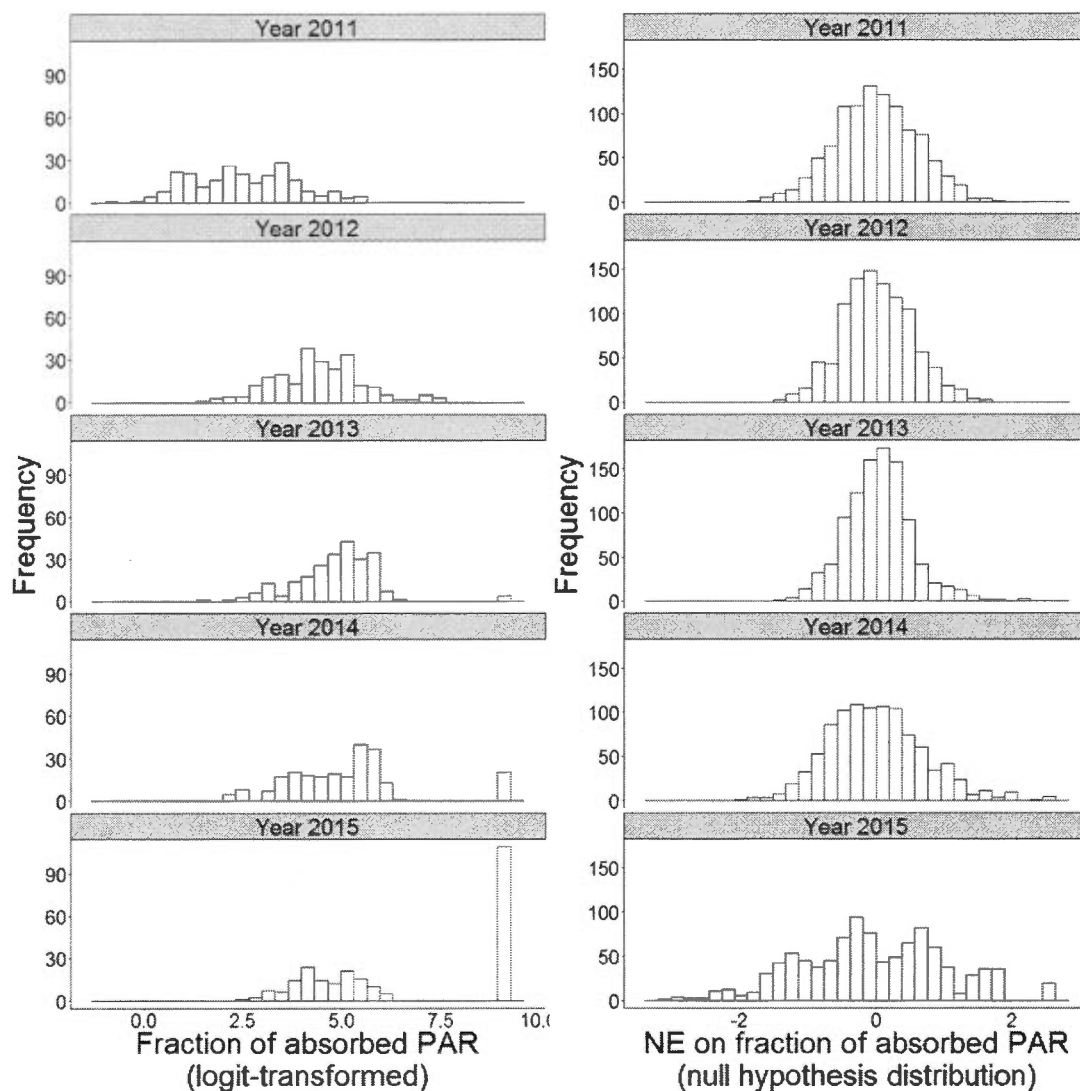
Supplementary Figure 2.4 LI-191 line quantum sensor (LI-COR) sampling locations in plots for the two first surveys of light capture (2011 and 2012). Black lines represent the locations and circles represent trees in a single plot. For the first two year, a LI-190 quantum sensor (LI-COR) was used as an above-canopy reference. For subsequent surveys (2013 to 2015), BF Sunshine sensors (Delta-T Devices) were located always with the same orientation at the center of these lines. Above-canopy reference measurements were also done by BF Sunshine sensors for these surveys (Delta-T Devices).



Supplementary Figure 2.5 Relations between fraction of absorbed photosynthetically active radiation (fAPAR) and basal area (square root transformed so that 20 is equivalent to 400 cm²) for each monoculture and mixture separately. A one-inflated beta distribution was assumed for each regression. twelve different monocultures, fourteen two-species mixtures ten four-species mixtures and one twelve-species mixtures are represented. Each regression had between 85 and 100 data points, each data point representing a single measurement of fAPAR for a specific annual survey and at a specific location inside one of the four replicates.



Supplementary Figure 2.6 Both principal components (PC) kept in the principal component analysis (PCA) of above-ground traits, explaining respectively 49 and 29 % of the variability in these eight traits. Left graph is scaled in a way to represent unbiased correlations of traits with PC (traits vectors of length exceeding the red circle are important for PC1 and/or PC2). Right graph is scaled to preserve distance between objects, *i.e.* our twelve different tree species. Traits abbreviations, mean traits values obtained from literature, and species codes are all presented in Supp. Table 2.2.



Supplementary Figure 2.7 Simulations of net effects (NE) on fraction of absorbed photosynthetically active radiation (fAPAR; logit-transformed) following null hypothesis. For the five surveys separately, left column represents the distributions in fAPAR for all monocultures together; and right column represents simulations with five of these values randomly sampled and compared to the mean of the distribution (1000 times per survey with replacement). The left column also represents the distributions used to calculate the expected values for the twelve-species mixtures.

Distribution of NE for 2014 and 2015 surveys are more variable because of the larger masses of points at the maximal value in terms of fAPAR. This could also be the case in our analysis, where the larger presence of maximal values in recent surveys could have led to the belief that NE on light capture increase with time, while this was only a null-expectation increase in NE variability.

CHAPITRE III

INCLUDING BOTH ABOVE- AND BELOW-GROUND BIOMASS IN A DIVERSITY EXPERIMENT WITH TREES REVEALS A GREATER IMPORTANCE OF COMPLEMENTARITY

Authors

Marc-Olivier Martin-Guay*¹, Alain Paquette² and Christian Messier^{1,2}

¹ Institut des sciences de la forêt tempérée (ISFORT), Université du Québec en Outaouais (UQO), 58 rue Principale, Ripon, QC, Canada, J0V 1V0

² Center for Forest Research, Université du Québec à Montréal, PO Box 8888, Centre-Ville Station, Montréal, QC H3C 3P8, Canada

* Corresponding author: marcoliviermartinguay@hotmail.com

Other emails (in order of appearance):

alain.paquette@gmail.com

messier.christian@uqam.ca

Abstract

While tree diversity has been proven to enhance above-ground biomass in many instances, its effects below-ground were often found neutral or, even negative. This raises the question whether these results are the product of a reduced allocation below-ground in more diverse forests, and consequently, whether diversity effects estimations are overestimated when not accounting for below-ground production? This research focused on the first four years of growth at the Montreal site of the International Diversity Experiment Network with Trees (IDENT). Twenty-four mixtures (two and four species with a pre-determined functional diversity gradient) and their respective monocultures were analyzed (four replicates).

Both positive and negative biodiversity effects had larger absolute values when ignoring roots. This was not explained by a greater above-ground biomass allocation in response to diversity, and responses in allocation were not related to overyielding. A more thorough investigation in the seven mixtures where we could identify roots at the species level revealed that the cause was an overestimation of the 'selection effects'. This metric, which reflects the effects of trees identity, was influenced by the correlation existing between the above-ground dominance of certain species in mixtures and their low allocation to roots. While selection effects were lower than expected for belowground parts, complementarity effects were proportional to the mass fraction they represent, suggesting a greater relative importance of complementarity than suspected earlier. Another potential consequence of this correlation is the detection of negative effects on root biomass. In both cases, an approach integrating both above- and below-ground biomass can be necessary for a better estimation of biodiversity effects, and especially for disentangling complementarity and selection effects.

KEYWORDS: biodiversity and ecosystem functioning; biomass allocation; tree roots; tree diversity experiment; complementarity and selection effects; IDENT

Résumé

Alors que la diversité en arbre s'est avérée avoir un effet bénéfique sur la biomasse aérienne dans plusieurs cas, ses effets sur la biomasse souterraine ont souvent été trouvés neutres, ou même négatifs. Se pourrait-il que la diversité entraîne moins d'allocation à la biomasse souterraine et, en conséquence, des effets surestimés de la diversité lorsque la biomasse souterraine est ignorée? Cette recherche se concentre sur les quatre premières années de croissance au site montréalais du « International Diversity Experiment Network with Trees » (IDENT). Vingt-quatre mélanges (deux et quatre espèces avec un gradient prédéterminé de diversité fonctionnelle) et leurs monocultures correspondantes ont été analysés (répliqués dans quatre blocs).

Les effets de la diversité, qu'ils soient positifs ou négatifs, étaient plus élevés en termes absolus lorsque les racines étaient ignorées. Cette observation ne s'expliquait pas par une allocation augmentée vers la biomasse aérienne, et la réponse de l'allocation à la diversité ne corrélait pas avec la réponse de la biomasse. Une analyse plus approfondie des sept mélanges où les racines ont pu être identifiées à l'espèce, a révélé que la cause était plutôt une surestimation de l'effet de sélection. Cette mesure, qui capture les effets associés à l'identité spécifique des arbres, était influencée par la corrélation existante entre la dominance aérienne de certaines espèces dans les mélanges et leur faible allocation aux racines. Alors que les effets de sélection étaient plus petits qu'attendus pour la biomasse souterraine, les effets de complémentarité étaient proportionnelles à la biomasse représentée par ce compartiment. Cela suggère une importance relative plus importante des effets de complémentarité que précédemment pensé. Une autre conséquence potentielle de cette corrélation est la détection d'effets de la diversité négatifs sur la biomasse racinaire. Dans les deux cas, une approche intégrant les deux compartiments de la biomasse peut être nécessaire pour une meilleure estimation des effets de la diversité, et spécialement pour décortiquer les effets de complémentarité et de sélection.

MOTS-CLÉS : biodiversité et fonctionnement de l'écosystème; allocation de la biomasse; racines; expérience de diversité avec des arbres; effet de complémentarité et de sélection; IDENT

3.1 Introduction

In the last two decades, there has been exponential growth in biodiversity-ecosystem functioning (BEF) research (Caliman *et al.*, 2010), which helped build a new paradigm for biodiversity, from mere epiphenomenon to key element in many ecosystem processes (Loreau, 2010). Indeed, a positive relationship between biodiversity and ecosystem functioning was demonstrated in several ecosystems (Cardinale *et al.*, 2011; Hooper *et al.*, 2012). These findings are highly relevant in novel ecosystems where anthropogenic disturbances and management practices influence strongly species compositions (*e.g.* in forest plantations; Verheyen *et al.*, 2016).

Even though forest ecosystems are of great importance for many ecosystem services (Millennium Ecosystem Assessment, 2005), all potentially influenced by diversity (Cardinale *et al.*, 2012), these ecosystems have been little studied in BEF research due to the duration necessary to obtain results (Scherer-Lorenzen *et al.*, 2007; Tobner *et al.*, 2014). Yet, biodiversity has been shown to influence positively above-ground productivity in natural and planted forests (Liang *et al.*, 2016; Nadrowski *et al.*, 2010; Paquette & Messier, 2011; Zhang *et al.*, 2012).

However these BEF studies using trees have often not included the below-ground part (Meinen, Hertel & Leuschner, 2009), which can represent 50 % of the biomass production in some cases (Cairns *et al.*, 1997; Helmisaari *et al.*, 2002). Indeed, omitting differences in biomass allocation strategies between species, and a further potential effect of diversity on species above-ground : below-ground ratio, could change estimations of mixtures productivity and the resulting diversity effects. According to the optimal partitioning theory (Bloom *et al.*, 1985), these allocation strategies can be plastic depending on resources availabilities (Poorter *et al.*, 2012), which in turn can be improved through complementarity mechanisms. For example,

if two or more species use distinct spatial (or temporal) root niches, they would have access to a greater quantity of nutrients in a mixture due to a decrease in conspecific competition. Consequently, the resulting gain in resource acquisition efficiency could reduce the need for below-ground biomass allocation. In accordance with this hypothesis, in the Jena Experiment manipulating herbaceous plant diversity, overyielding was found to be associated with greater allocation to above-ground parts relatively to below-ground parts (Bessler *et al.*, 2009). Shifts in allocation following limitations in certain resources have been well documented in the past (*e.g.* Canham *et al.* 1996; Reich *et al.* 1998), but further discussions led to the realisation that ontogeny is also an important driver to take into account for biomass allocation (Reich, 2002). For most tree, this effect of ontogeny translates into an accumulating allocation to stems with development at the expense of roots and leaves (Poorter *et al.*, 2012).

Having an estimate of total productivity, *i.e.* productivity in both below- and above-ground biomass together, is important when trying to uncover the mechanisms leading to biodiversity effects on growth. This is because through better resource acquisition, complementarity mechanisms can increase the total amount of carbon uptake. But this carbon is allocated to both above- and below-ground parts, making total productivity more suitable for the evaluation of these mechanisms. Loreau and Hector (2001) have proposed a metric to partition the net effects (NE) into selection and complementarity effects (SE and CE respectively). This method assumes that the proxy for the function of interest is equally representative for all species; if this assumption is not met, this would influence SE and CE estimations and the relative importance we give them. For example, if dominant species have overestimated biomasses, and dominated species are underestimated, SE which is mainly associated with dominance (Fox, 2005) will be overestimated (Supp. Fig. 3.6).

Contrasting results from two separate studies on above- and below-ground biomass at the Montreal site of the International Diversity Experiment Network with Trees (IDENT) convinced us to investigate both biomass compartments together. While above-ground biomass in 2012 was generally larger in mixtures than expected from monocultures after four years of growth (Tobner *et al.*, 2016), standing fine root biomass was smaller than expected (Archambault, 2016). This result is not new to BEF literature where we find examples of smaller or null effects of diversity on below-ground biomass joined to positive responses in above-ground biomass, *e.g.* in BIODDEPTH grasslands (Spehn *et al.*, 2005) and in forests (Nadrowski *et al.*, 2010).

Using the 2012 data from this experiment, we first assessed if biodiversity effects were different when considering below-ground parts compared to when they were ignored. We then attempted to explain this difference with the following hypotheses: i) below-ground to above-ground ratios (B:A) were lower in mixtures than expected from monocultures, which means a shift toward greater above-ground biomass allocation; ii) this shift was positively correlated to overyielding in total biomass, reflecting below-ground complementarity; and iii) SE importance was overestimated when not accounting for below-ground parts which originated from the dominance of low B:A species in mixtures.

3.2 Methods

3.2.1 Experimental design and location

The experimental site is located on the Macdonald Research Farm at McGill University (Sainte-Anne-de-Bellevue, Quebec, Canada, 45°28' N, 73°45' W, 36 m a.s.l.). The soil is a Typic Endoaquent (Humic Gleysol) with a pH_{water} of 6.3 in the 0- to 20-cm sandy loam layer (containing, on average, 78 % sand, 6 % silt, 16%

clay; Rivest *et al.*, 2015). The experiment, part of IDENT (see www.treedivnet.ugent.be/ExpIDENT.html) was established in the spring of 2009 when nearly 14 000 trees were planted on less than 1 ha formerly used for agriculture. They were distributed in Cartesian grid plots containing 64 individuals (8 x 8 rows; 50-cm spacing) and separated from each other by ~1.25 m corridors to reduce interactions between tree plots and allow movement of personnel and equipment without disturbing the plots. These corridors were trenched with a 30 cm incision during the summer in 2011 and 2012 to prevent roots from neighbouring tree communities from interacting. The area is relatively flat and precise elevation was measured (micro-topography) at the plot level using standard surveying equipment (cm; total station theodolite) to account for minor depressions and bumps. Four soil moisture surveys were performed previous to fall of 2012; three in the summer of 2011 (June 27th, July 21st and August 16th) and one in the summer of 2012 (July 20th). They were carried out using FieldScout TDR 300 with 12-cm rods at five different locations in each plot for the first one, and at nine locations for the remaining three.

The treatments investigated here were twelve monocultures, fourteen two-species and ten four-species mixtures of randomly distributed species (with restrictions to prevent clumping) from North American temperate forests, *i.e.* five broadleaf species: *Acer rubrum* L., *Acer saccharum* Marsh., *Betula alleghaniensis* Britton, *Betula papyrifera* Marsh. and *Quercus rubra* L.; and seven coniferous species: *Abies balsamea* (L.) Mill., *Larix laricina* (DuRoi) K. Koch, *Picea glauca* (Moench) Voss, *Picea rubens* Sarg., *Pinus resinosa* Aiton., *Pinus strobus* L. and *Thuja occidentalis* L.. Each treatment was replicated in four randomized blocks. For each species richness (SR) level, mixtures compositions were randomly selected from all possible combinations of those species and placed along a functional diversity (FD) gradient. This gradient was based on twelve functional traits and a multidimensional functional dispersion index (Laliberté & Legendre, 2010) with which it was possible to form the eight FD

classes used to draw mixtures (For more detailed information on the design, see Tobner *et al.* 2014).

3.2.2 Below-ground and above-ground biomass assessment

In 2012, roots were sampled from October 2nd to October 18th at five different locations in mixtures, and three in monocultures (see Archambault 2016 for details). Custom-made soil augers with a sharpened edge were used to extract soil cores (inner diameter= 7 cm) to a depth of 40 cm. Soil cores were immediately put into plastic bags and stored in a cold room after sampling, and then frozen at -25 °C until within a few days until further processing (7 to 14 months later). Once samples were thawed, fine and coarse roots were manually removed from the soil with a 4 mm sieve stacked over a 1 mm sieve (Fisher Brand). All recovered roots (dead or alive) were then washed two times to remove any residues, first with clean and then with distilled water. To obtain root biomass, roots were then dried at 60 °C in an oven for 72 hours and weighted (0.001 g). In seven of the fourteen two-species mixtures, roots were identified at the species level and separated using morphological characteristics specific to coniferous and broadleaves species. It is only for those seven mixtures that we were able to make inference on CE or SE estimations differences between with and without roots, while all the other analyses were conducted using all twenty-four mixtures. Also in the fall of 2012, the inventory of every stem diameter at 5 cm from ground and height were carried out using digital callipers and graduated telescopic poles.

Below-ground biomass was estimated by upscaling mean core biomass (1.539 L) to the volume of a plot at 40 cm depth (4900 L). Only the inside area (350 cm square) was used, allowing for a one-row buffer around the edges to avoid border effects. Above-ground biomass was also assessed using only the inner 6X6 individuals of

each plot. Individuals above-ground biomass was approximated using stem dimensions and wood density (Diameter² x Height x wood density; Forest Products Laboratory - USDA (1999) for wood densities). To join both fractions together, sensitivity analyses were done to verify if the relative importance given to below-ground biomass in total biomass estimations could influence qualitatively the results (estimations of below-ground biomass were doubled or halved).

3.2.3 Statistical analysis

Comparing biodiversity effects between below- and above-ground biomass required an independent metric with regards to absolute values. The proportional deviation (D_T ; Loreau, 1998) is well suited for this purpose. It is obtained by dividing net effects (NE; observed-expected) by expected values as follows:

$$D_T = (O_T - E_T)/E_T \quad [\text{Eq. 3.1}]$$

where O_T is the observed biomass in a mixture and E_T is its expected value, *i.e.* the average yield of the component species in monocultures weighted by their initial relative abundance in number of individuals. These D_T had to be log-transformed to achieve normality ($\ln(D_T + 1)$). A paired t-test was then performed to assess difference between D_T on below-ground biomass and D_T on above-ground biomass. The same transformation and test were applied to assess the difference between D_T on total biomass and D_T on above-ground biomass.

Response of below-ground to above-ground ratio (B:A) to biodiversity was obtained by calculation of NE on B:A. Expected B:A in a mixture had to take into account differences in productivity between species. These differences can indeed influence observed B:A by giving more importance to B:A of the most productive species in a

mixture. For example, assuming no shift in allocation with diversity, if a species A is more productive than a species B in a two-species mixture and is characterized by a smaller B:A, and if expected B:A from monocultures is weighted by their initial relative abundances, then observed B:A will necessarily be smaller than expected B:A while no real shift in allocation took place. This can be achieved by:

$$B:A_E = \sum_{i=1}^n (B:A_{i,mono} \times \frac{A_{i,mix}}{A_{mix}}) \quad [\text{Eq. 3.2}]$$

where $B:A_E$ is the expected B:A obtained by the average of B:A in monoculture ($B:A_{i,mono}$) for every species i in the mixture weighted by their relative abundance in above-ground biomass ($\frac{A_{i,mix}}{A_{mix}}$) (Bessler *et al.*, 2009). Student t-tests were performed to verify NE differences with zero, for all mixtures together ($n= 96$) and separately ($n= 4$).

It is difficult to identify the correct causal link between effects on B:A and effects on total biomass. This is because overyielding in total biomass could influence B:A through an ontogenetic shift, *i.e.* a larger allocation to stems with tree development (Poorter *et al.*, 2012), but in turn, a response of B:A to diversity could reflect below-ground complementarity, leading to overyielding. Both causal hypotheses were tested with structural equation models with log-transformed D_T on total biomass as overyielding, and NE on B:A as response of B:A to diversity. The *a priori* model (supp. Fig. 3.5) also contained the effects of the difference in elevation between the mixture and corresponding monoculture on overyielding and B:A response to diversity, either directly or through soil moisture difference between mixture and respective monocultures. The model was reduced to a plausible causal structure by removing the least non-significant causal link until none remained.

For the seven mixtures (x4 replicates) where roots could be separated to species, NE on above- and below-ground biomass were partitioned into complementarity (CE) and selection effects (SE), following these equations:

$$NE = CE + SE = N \overline{\Delta RY} \overline{M} + N cov(\Delta RY, M) \quad [\text{Eq. 3.3}]$$

where ΔRY is the difference between relative yield and initial planted proportion (P ; equivalent to the expected relative yield) expressed as:

$$\Delta RY = \frac{\text{yield in mixture}}{\text{yield in monoculture}} - P \quad [\text{Eq. 3.4}]$$

; and where N is the number of species and M their yields in monoculture (M Loreau & Hector, 2001). To compare these CE and SE obtained with above- and below-ground biomass, we used the null hypothesis that the ratio of these effects should correspond to the mean B:A observed in these 7 mixtures. Mean B:A was obtained by the ratio of means (mean below-ground biomass / mean above-ground biomass). For both CE and SE, the distribution of differences between ratios of effects and mean B:A was not normal, thus Wilcoxon signed rank tests were used to test against the null hypothesis. To determine if ΔRY of species in mixtures was correlated to observed B:A in their respective monocultures, a Kendall's rank correlation test was performed.

All expected values used in the calculations of diversity effects (D_T , NE on B:A, CE and SE) were obtained with data from monocultures within the same block. All analyses were done using R version 3.1.3 (R Core Team, 2015) with package lavaan for SEM parameterization (Rosseel, 2012).

3.3 Results

Proportional deviations (D_T) on below-ground biomass were marginally lower than those on above-ground biomass (Fig. 3.1a; $p = 0.04$). This observation did not translate into smaller D_T on total biomass when compared to D_T on above-ground biomass (Fig. 3.1b; $p = 0.12$). However, when these biodiversity effects were transformed into absolute values, this difference became significant (Fig. 3.1b; $p < 0.001$), meaning that the magnitudes of both negative and positive effects were significantly larger when not accounting for below-ground biomass. Biodiversity effects stayed significantly different from zero after adding below-ground parts (Student's t test with log-transformed D_T : $n = 96$, $t = 3.75$, $p < 0.001$).

No general trend in below-ground to above-ground responses to diversity (NE on B:A) was observed (Fig. 3.2; $p = 0.41$). The variability in this response was not explained by total overyielding, *i.e.* D_T on total biomass, and neither was total overyielding by B:A responses, although both variables seemed to respond to microtopography (Fig. 3.3). When elevation in the mixture was higher than the mean elevation of its corresponding monocultures, trees in the mixture allocated more biomass below-ground and showed reduced total overyielding (Fig. 3.3). This microtopography effect was not mediated by differences in soil moisture in the case of total overyielding, but the indirect pathway through soil moisture was comparable in importance for explaining NE on B:A (Fig. 3.3; 0.23 and -0.31×-0.34).

To compare complementary (CE) and selection effects (SE) between above- and below-ground biomass in the seven two-species mixtures for which we could identify roots at the species level, null hypothesis had to be estimated first. This null hypothesis was that the ratios of effects between below- and above-ground biomass would correspond to the mean B:A. Mean B:A was obtained from all species in all 28 mixtures, allowing the same species to be repeatedly used if it was found in more

than one mixture ($n = 56$; $\overline{B:A} = 0.13$). Null hypothesis could not be rejected for CE, meaning that CE on below-ground biomass across these seven mixtures were consistent with the biomass fraction represented by below-ground parts (Fig. 3.4a; $p = 0.92$). SE on below-ground biomass however were significantly lower than what would be expected from null hypothesis (Fig. 3.4b; $p < 0.01$). The origin of this smaller SE is confirmed through the correlation existing between dominance in mixture (ΔRY) and low B:A in monoculture across all 24 mixtures (Kendall's rank correlation tau: $n = 96$, $r = -0.22$, $z = -5.37$, $p < 0.001$).

All the results above were robust to change in the relative importance given to below-ground biomass in total biomass estimations (from halved to doubled).

3.4 Discussion

When the below-ground biomass was left out of biodiversity effects calculations at the Montreal site of IDENT in 2012, it resulted in effects of greater magnitude; *i.e.* positive effects were even more positive, and negative effects even more negative (Fig. 3.1b; $p < 0.001$). However, including below-ground biomass did not affect the overall conclusion that mixtures performed better in general than what is expected from their respective monocultures ($p < 0.001$). Investigating the potential role of a varying below-ground to above-ground ratios (B:A) in response to diversity did not help explain the origin of this mitigation of biodiversity effects when adding below-ground parts. No overall trend toward less or more below-ground biomass allocation was observed in mixtures (Fig. 3.2) as already observed (Domisch *et al.*, 2014), and shifts in allocation (net effects on B:A) were not correlated to overyielding in total biomass (Fig. 3.3). This suggests that these shifts did not reflect below-ground complementarity, and that overyielding did not cause an ontogenetic shift in B:A.

This absence of correlation is shown by structural equation modelling, even though both variables are partly explained by the same confounding variable, *i.e.* micro-topography (Fig. 3.3).

Indeed, plots lower in elevation also had higher soil moisture content, and consequently, lower B:A than what would be expected from monocultures (Fig. 3.3). This results is in accordance with the optimal partitioning theory which predicts less biomass allocation below-ground when a limiting resource like water is improved (Poorter *et al.*, 2012). It is important to consider that this theory also predicts that changes in above-ground resource use efficiency will affect biomass allocation, most probably light (Bloom *et al.*, 1985). For example, it has been shown that light limitation enhanced biomass allocation to stems at the expense of roots for some tree species at the seedling stage while controlling for ontogenetic shift (Reich *et al.*, 1998). Hence, it would be erroneous to conclude that, combined to evidences of biomass allocation being responsive to changes in soil moisture content, the absence of a shift in biomass allocation is evidence for the absence of below-ground complementarity in water use. It is also possible that above-ground complementarity took place (Williams *et al.*, in review), which complicates interpretation of B:A response to diversity.

It is important to acknowledge the fact that estimates of biodiversity effects on stems, whose dimensions served to estimate above-ground biomass, have for many stakeholders a greater importance for obvious economical reasons. But this observation of overestimated selection effects without accounting for roots is also important if, for example, a global carbon budget is considered (Isbell *et al.*, 2014). This comparison is also of great importance when one wants to untangle the mechanisms responsible for overyielding.

In only one occurrence known to us, did researchers assess a potential bias of Loreau and Hector (2001) partitioning method when omitting below-ground biomass (Polley, Wilsey & Derner, 2003). Although no result was shown, they reported not finding any significant difference. Partitioning NE in the mixtures where roots could be identified at the species level (in 28 out of the 96 plots in the experiment), we show that the origin of this difference between effects on above-ground biomass and effects on total biomass is most probably due to the overestimation of selection effects (SE) when omitting below-ground biomass. Whereas complementarity effects (CE) on below-ground biomass seemed to follow what is expected from mean B:A in these seven mixtures (Fig. 3.4a), SE on below-ground biomass were generally lower than expected from mean B:A (Fig. 3.4b). This result shows a non-independence between SE calculations and B:A inter-specific pattern. An unambiguous explanation to this overestimated SE would be a lower contribution of «selected» or dominant species in mixtures than what was earlier estimated when considering below-ground biomass due to their low B:A, and inversely for dominated species. This is confirmed through the negative correlation between the difference in relative yield (ΔRY) and B:A in monoculture for all the species in all 96 mixtures ($p < 0.001$). Indeed, examining Eq. 3.3, we find that if differences between competitive (elevated ΔRY) and less competitive (low ΔRY) species is reduced by adding below-ground parts to biomass estimations, covariance values between relative performance (ΔRY) and performance in monoculture (M), which represent SE, would be diminished (see supp. Fig. 3.6 for an example).

Another ramification of this correlation is the possibility to detect positive or negative net effects of biodiversity on below-ground biomass when analyzing them without considering above-ground parts. For example, there was early fine root overyielding in the BIOTREE experiment (Lei *et al.*, 2012) which could be due to dominance in mixtures of species having large B:A. Negative NE on fine roots in our experiment

(Archambault, 2016), if not caused by changes in B:A, are most probably due to dominance of low B:A species in mixtures.

Considering that Loreau and Hector's (2001) paper about NE partitioning has been cited more than a 1000 times, the importance of this method in the BEF field cannot be ignored. If this pattern of competitive species having less below-ground biomass allocation extends to herbaceous species, the relevance of this SE overestimation could be high when unveiling the mechanisms responsible for overyielding. Indeed, a recent meta-analysis has shown that herbaceous species with higher relative growth rate also tend to have larger leaf mass fraction (Poorter *et al.*, 2012). Even though the magnitude of this SE overestimation was somewhat low, we believe it is important enough to warn about a possible correlation between dominance in mixtures and a bias in the estimations of the function of interest, *i.e.* productivity in our case. It could potentially impede our understanding of underlying mechanisms when linking them to statistically obtained values of CE and SE. To verify if this bias is probable in a BEF study, one only needs to evaluate if mixture-dominant species have lower than average B:A in monocultures. If this is the case, assuming no shift in allocation, we would expect an overestimated relative importance of SE when partitioning NE.

Acknowledgements

We would like to thank C. Archambault and R. Khelifa who worked so hard at collecting, processing and identifying roots, and also P. B. Reich, L. Williams, C. Nock and S. Mereu for help with reviewing earlier drafts of this work.

References

- Archambault C. (2016). Effet de la diversité spécifique et fonctionnelle des arbres sur la densité et profondeur d'enracinement. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal. 87 p.
- Bessler, H., Temperton, V. M., Roscher, C., Buchmann, N., Schmid, B., Schulze, E., ... Engels, C. (2009). Aboveground overyielding in grassland mixtures is associated with reduced biomass partitioning to belowground organs. *Ecology*, 90(6), 1520-1530. doi:10.1890/08-0867.1
- Bloom, A. J., Chapin, F. S. & Mooney, H. A. (1985). Ressource limitation in plants-an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 363-392.
- Cairns, M. A., Brown, S., Helmer, E. H., Baumgardner, G. A., Cairns, M. A., Brown, S., ... Baumgardner, G. A. (1997). Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 111(1), 1-11. doi:10.1007/s004420050201
- Caliman, A., Pires, A. F., Esteves, F. A., Bozelli, R. L. & Farjalla, V. F. (2010). The prominence of and biases in biodiversity and ecosystem functioning research. *Biodiversity and Conservation*, 19, 651-664. doi:10.1007/s10531-009-9725-0
- Canham, C. D., Berkowitz, A. R., Kelly, V. R., Lovett, G. M., Ollinger, S. V. & Schnurr, J. (1996). Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(9), 1521-1530. doi:10.1139/x26-171
- Cardinale, B. J., Matulich, K. L., Hooper, D. U., Byrnes, J. E., Duffy, E., Gamfeldt, L., ... Gonzalez, A. (2011). The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany*, 98(3), 572-592. doi:10.3732/ajb.1000364
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 489, 326-326. doi:10.1038/nature11373
- Domisch, T., Finér, L., Dawud, S. M., Vesterdal, L. & Raulund-Rasmussen, K. (2014). Does species richness affect fine root biomass and production in young forest plantations? *Oecologia*, 177, 581-594. doi:10.1007/s00442-014-3107-3

- Forest Products Laboratory - USDA. (1999). Wood handbook - Wood as an engineering material. General Technical Report FPL-GTR-190.
- Fox, J. W. (2005). Interpreting the « selection effect » of biodiversity on ecosystem function. *Ecology Letters*, 8(8), 846-856. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00795.x
- Helmisaari, H. S., Makkonen, K., Kellomäki, S., Valtonen, E. & Mäkelä, E. (2002). Below- and above-ground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland. *Forest Ecology and Management*, 165, 317-326. doi:10.1016/S0378-1127(01)00648-X
- Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E. K., Hungate, B. A., Matulich, K. L., ... O'Connor, M. I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486(7401), 105-108. doi:10.1038/nature11118
- Isbell, F., Tilman, D., Polasky, S. & Loreau, M. (2014). The biodiversity-dependent ecosystem service debt. *Ecology Letters*, 18(2), 1-26. doi:10.1111/ele.12393
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305. doi:10.1890/08-2244.1
- Lei, P., Scherer-Lorenzen, M. & Bauhus, J. (2012). The effect of tree species diversity on fine-root production in a young temperate forest. *Oecologia*, 169, 1105-1115. doi:10.1007/s00442-012-2259-2
- Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., ... Reich, P. B. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309), aaf8957-aaf8957. doi:10.1126/science.aaf8957
- Loreau, M. (1998). Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, 82, 600-602. doi:10.2307/3546381
- Loreau, M. & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412(6842), 72-76. doi:10.1038/35083573
- Loreau, M. (2010). Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*.

Series B, Biological Sciences, 365, 49-60. doi:10.1098/rstb.2009.0155

Meinen, C., Hertel, D. & Leuschner, C. (2009). Biomass and morphology of fine roots in temperate broad-leaved forests differing in tree species diversity: is there evidence of below-ground overyielding? *Oecologia*, 161, 99-111. doi:10.1007/s00442-009-1352-7

Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and human well-being: synthesis* (vol. 5). Island Press, Washington, DC. URL:<http://www.who.int/entity/globalchange/ecosystems/ecosys.pdf> \n<http://www.loc.gov/catdir/toc/ecip0512/2005013229.html>

Nadrowski, K., Wirth, C. & Scherer-Lorenzen, M. (2010). Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2(1-2), 75-79. doi:10.1016/j.cosust.2010.02.003

Paquette, A. & Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 170-180. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x

Polley, H. W., Wilsey, B. J. & Derner, J. D. (2003). Do species evenness and plant density influence the magnitude of selection and complementarity effects in annual plant species mixtures? *Ecology Letters*, 6(3), 248-256. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00422.x

Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P. & Mommer, L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analysis of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193, 30-50. doi:10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x

R Core Team (2015). *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL:<http://www.R-project.org/>.

Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Walters, M. B., Vanderklein, D. W. & Buschena, C. (1998). Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology*, 12(3), 327-338. doi:10.1046/j.1365-2435.1998.00208.x

- Reich, P. B. (2002). Root-shoot relations: optimality in acclimitization and adaptation or the « Emperor's new clothes »? *Plant Roots: the hidden half* (pp. 205-220).
- Rivest, D., Paquette, A., Shipley, B., Reich, P. B. & Messier, C. (2015). Tree communities rapidly alter soil microbial resistance and resilience to drought. *Functional Ecology*, 29(4), 570-578. doi:10.1111/1365-2435.12364
- Rosseel, Y. (2012). lavaan: an R package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software*, 48(2), 1-36. URL:<http://www.jstatsoft.org/v48/i02/>
- Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E. D., Don, A., Schumacher, J. & Weller, E. (2007). Exploring the functional significance of forest diversity: a new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9, 53-70. doi:10.1016/j.ppees.2007.08.002
- Spehn, A. E. M., Hector, A., Joshi, J., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., ... Schul, E. (2005). Ecosystem effects of biodiversity manipulations in european grasslands. *Ecological Monographs*, 75(1), 37-63. doi:10.1890/03-4101
- Tobner, C. M., Paquette, A., Reich, P. B., Gravel, D. & Messier, C. (2014). Advancing biodiversity-ecosystem functioning science using high-density tree-based experiments over functional diversity gradients. *Oecologia*, 174, 609-621. doi:10.1007/s00442-013-2815-4
- Tobner, C. M., Paquette, A., Gravel, D., Reich, P. B., Williams, L. J. & Messier, C. (2016). Functional identity is the main driver of diversity effects in young tree communities, *Ecology Letters*. doi:10.1111/ele.12600
- Verheyen, K., Vanhellefont, M., Auge, H., Baeten, L., Baraloto, C., Barsoum, N., ... Scherer-Lorenzen, M. (2016). Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations. *Ambio*, 45(1), 29-41. doi:10.1007/s13280-015-0685-1
- Williams, L., Paquette, A., Cavender-Bares, J., Messier, C. & Reich, P.B. (in review) Spatial complementarity in tree crowns drives overyielding in species mixtures.
- Zhang, Y., Chen, H. Y. H. & Reich, P. B. (2012). Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100, 742-749. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x

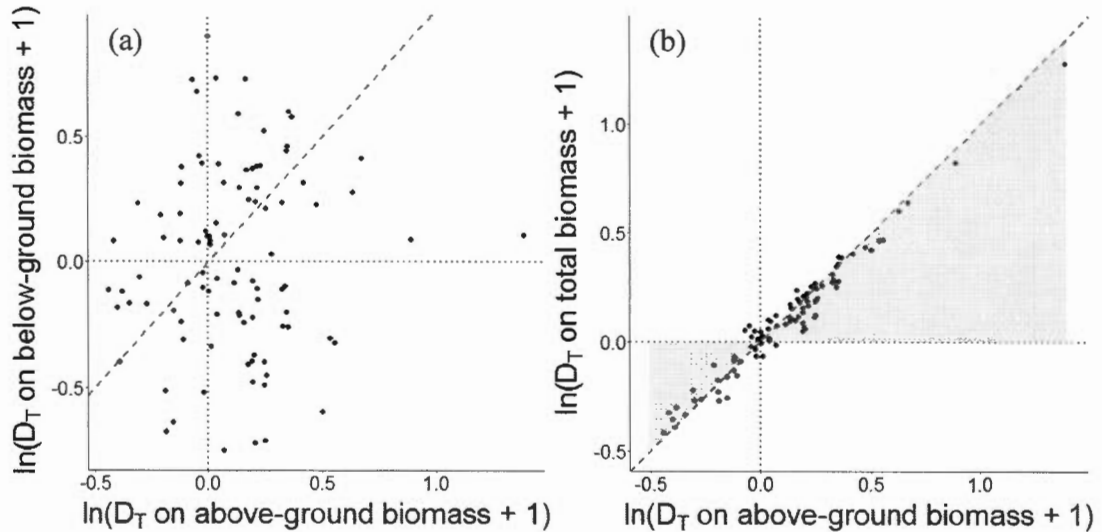


Figure 3.1 Proportional deviation (D_T ; transformed to achieve normality) (a) on below- vs. above-ground biomass and (b) on total vs. above-ground biomass in the 24 mixtures ($\times 4$ replicates) where roots were sampled. Red dashed lines are 1:1 lines. Dotted lines separate positive from negative diversity effects on both axes. (a) No correlation exists between D_T on below- and above-ground biomass. A paired t-test reveals that D_T on below-ground biomass were marginally smaller than D_T on above-ground biomass, *i.e.* below 1:1 line ($n = 96$, $t = -2.04$, $p = 0.04$). (b) Diversity effects are neither smaller nor larger when considering total biomass (paired t-test: $t = -1.59$, $p = 0.12$). However, positive diversity effects are generally smaller when considering total biomass, and the same is true in absolute terms for negative effects (more points in shaded area; paired t-test with absolute values: $t = -3.81$, $p < 0.001$), meaning that adding below-ground parts reduces the magnitude of both negative and positive diversity effects.

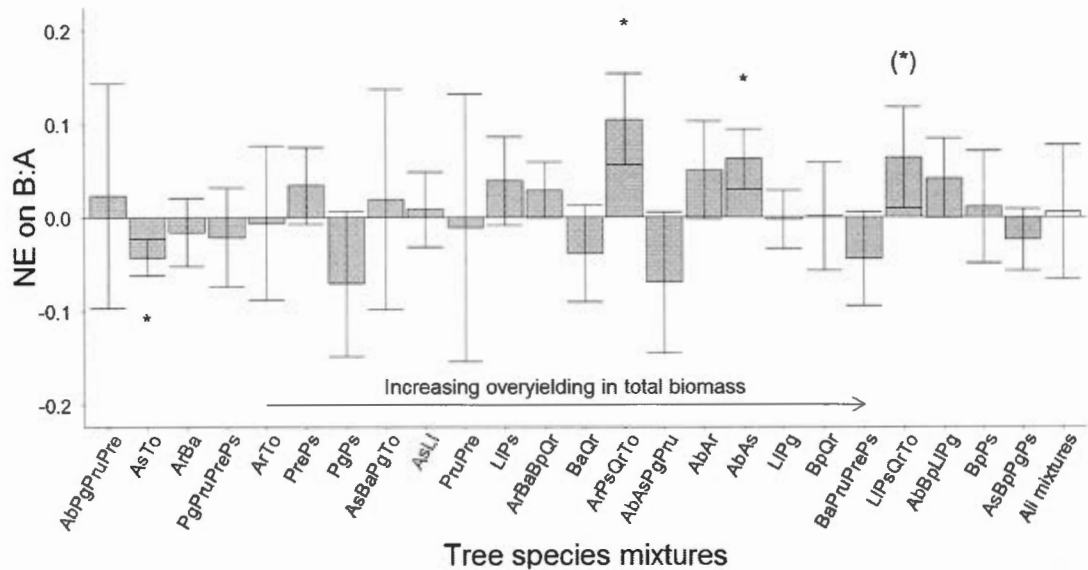


Figure 3.2 Mean net effects (Observed - Expected; NE) on belowground to aboveground biomass ratios (B:A) for each tree species mixtures. Mixtures (orange filled bars) are ordered by increasing overyielding on total biomass (proportional deviation) from left to right, with the average value across all mixtures (white bar) represented at the right end. Error bars are standard deviations. Student's t-test for all tree species mixtures together showed there was no general trend ($n = 96$, $t = 0.82$, $p = 0.41$). Individual mixture Student's t-test ($n = 4$): * $p < 0.05$ (*) $p < 0.1$. Species codes are: Ab – *Abies balsamea*, Ar – *Acer rubrum*, As – *Acer saccharum*, Ba – *Betula alleghaniensis*, Bp – *Betula papyrifera*, Ll – *Larix laricina*, Pg – *Picea glauca*, Pru – *Picea rubens*, Pre – *Pinus resinosa*, Ps – *Pinus strobus*, Qr – *Quercus rubra* and To – *Thuja occidentalis*.

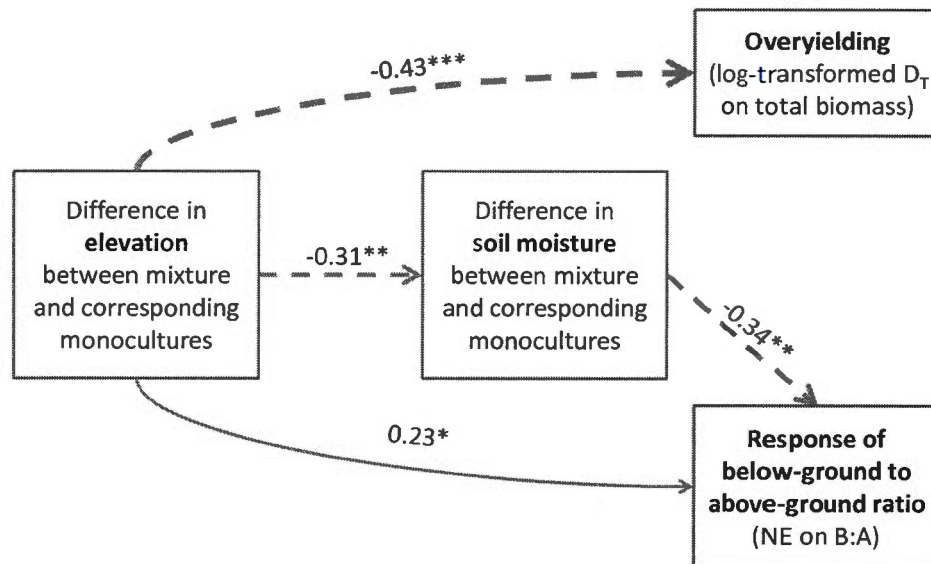


Figure 3.3 Structural equation model of the direct and indirect effects of micro-topography on overyielding in total biomass (log-transformed proportional deviation) and on response of below-ground to above-ground ratios (Net effect on B:A) ($n=96$; $\chi^2=1.493$; $p=0.222$; $df=1$). Differences between tree species mixture elevation and mean elevation in corresponding monocultures is used as exogenous variable. Soil moisture is expressed in the same way. Model explain 18.4 % of variances in overyielding, 21.6 % for B:A, and 9.3 % for soil moisture. Significance levels of path coefficients are: * $p<0.05$; ** $p<0.01$; *** $p<0.001$. Continuous and dashed arrows represent positive and negative relationships, respectively.

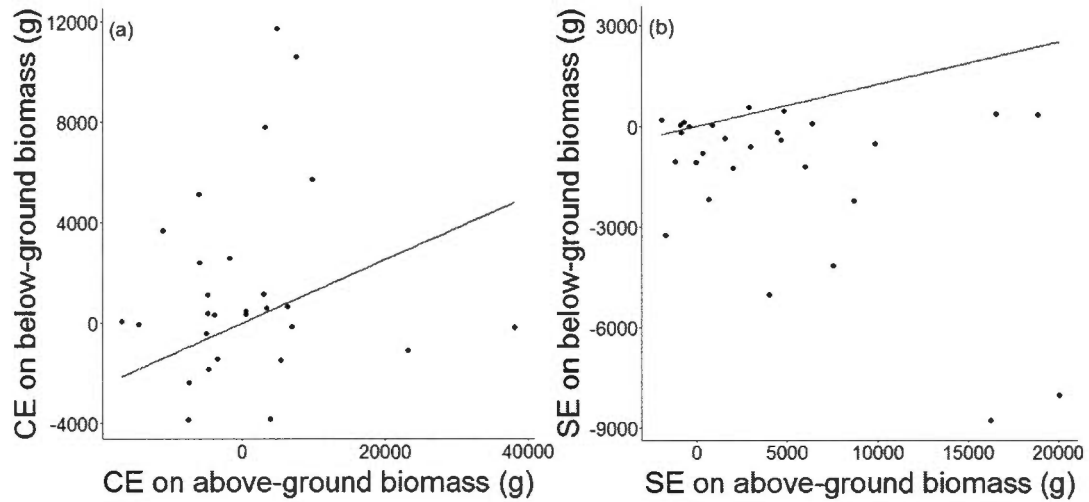
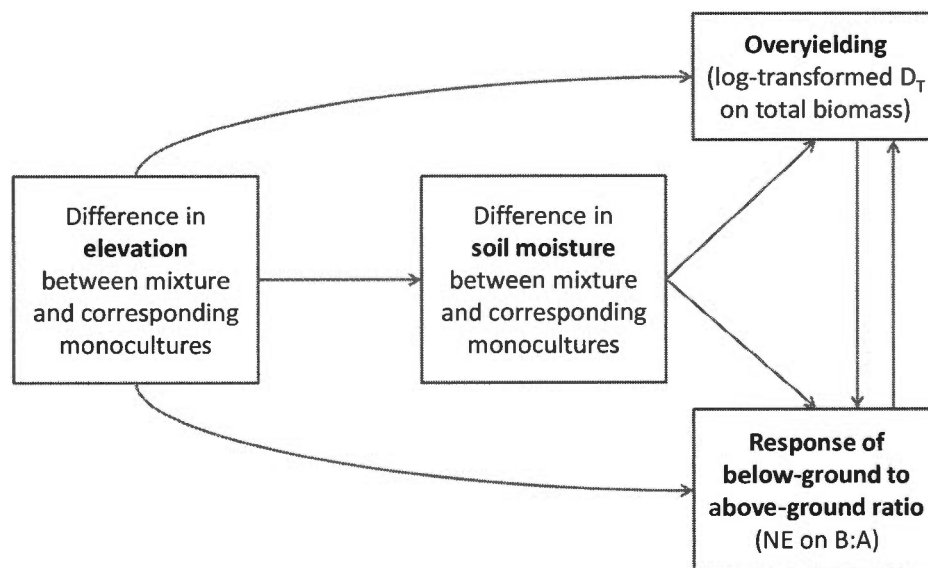
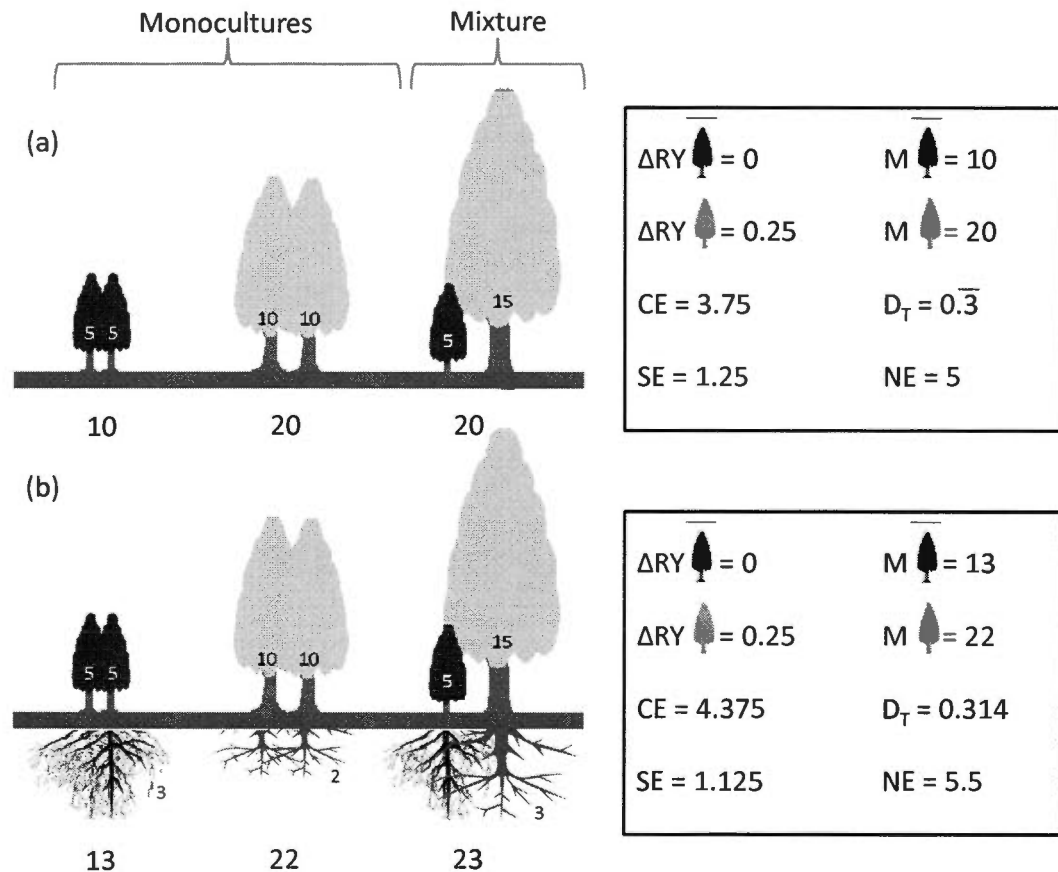


Figure 3.4 Comparison of (a) complementarity effects (CE) and (b) selection effects (SE) on below- vs. above-ground biomass in the 7 two-species mixtures (x4 replicates) where roots were identified at the species level. Red lines represent mean effects expected from the observed below-ground : above-ground ratios of component species, *i.e.* the null hypothesis with an average ratio (and slope) of 0.13. (a) Average CE on below-ground biomass is neither smaller nor larger than what is expected (Wilcoxon signed-rank test: $V = 208$, $p = 0.92$), indicating that addition of below-ground parts should increase CE according to the biomass fraction they represent. (b) SE are smaller than expected (Wilcoxon signed-rank test: $V = 82$, $p < 0.01$), which indicates that SE importance will be smaller with below-ground parts included in the calculations.

Supporting information



Supplementary Figure 3.5 *A priori* structural equation model from which relationship are removed until all remaining causal links are significant. D_T is proportional deviation and NE on B:A is net effect on the below-ground to above-ground biomass ratio.



Supplementary Figure 3.6 Example of biodiversity effects calculations without (a) and with (b) consideration of belowground parts, where the mixture-dominant species (yellow) has a low below-ground to above-ground ratio ($B:A = 0.1$) and the mixture-dominated species (green) has a larger one ($B:A = 0.3$). To the left are represented both monocultures yields (M) and tree species mixtures are adjacent to the boxes. Under them, the big character numbers represent sum of all the parts (small character numbers, with below-ground parts as a whole in (b)) considered in biodiversity effects calculation. In the mixture, it is assumed that both species conserve their $B:A$. It is possible to see that using a metric independent of absolute values, *i.e.* proportional deviation (D_T ; Loreau, 1998), the biodiversity effect can be slightly

overestimated without below-ground biomass. After partitioning the net effect (NE) into complementarity and selection effects (CE and SE; Loreau & Hector, 2001), we can also see that CE increase accordingly to below-ground biomass addition (CE with B / CE without B = 1.167; mean B / mean A = 0.167), while SE is slightly lower with below-ground biomass than without them. This diminution is explained by smaller covariance value between difference in relative yield observed and expected (ΔRY) and M due to below-ground biomass addition.

Loreau, M. (1998). Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, 82, 600-602. doi:10.2307/3546381

Loreau, M. & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412(6842), 72-76. doi:10.1038/35083573

CHAPITRE IV

CONCLUSION

Les mécanismes potentiels qui mèneraient à une productivité améliorée dans les communautés diverses d'arbres sont nombreux et peu étudiés. L'objectif de ce mémoire était de vérifier la validité de certains d'entre eux dans une expérience de biodiversité composée de jeunes arbres provenant d'espèces de la forêt tempérée québécoise. Il a d'abord été question dans le chapitre II des effets de la diversité (ED) sur l'interception de lumière et de leur rôle dans les ED observés sur la biomasse. Dans le chapitre III, les données des biomasses racinaire et aérienne ont été intégrées ensemble afin d'établir le potentiel ED sur les stratégies d'allocation des arbres. Cette intégration a aussi permis de confirmer et de nuancer certaines des interprétations faites à partir des ED obtenus sur la biomasse aérienne seule.

Les hypothèses de ce mémoire étaient : (a1) qu'il y aurait plus de lumière capturée que ce que l'on s'attend dans les mélanges et (a2) que cela expliquerait les futurs ED observés sur la croissance; (b1) que les mélanges alloueraient plus de biomasse à leur partie aérienne et (b2) que cette réponse à la diversité corrèlerait positivement avec la réponse de la biomasse; (c1) qu'en concordance avec (b1), les ED sur la biomasse serait plus grands avec la biomasse aérienne seule qu'avec la biomasse incluant les parties souterraines; et finalement, (c2) que les différences interspécifiques en termes de stratégies de distribution de la biomasse créeraient une surestimation des effets de sélection (SE) lorsqu'il n'y a uniquement que la biomasse aérienne qui est prise en compte.

Le premier article de ce mémoire représente une rare tentative empirique à confirmer une hypothèse prononcée par maints auteurs au cours des années, *i.e.* la présence d'un partitionnement des niches aériennes relié à l'interception de la lumière en peuplement mixte. Un problème méthodologique récurrent à cette hypothèse est le contrôle de l'effet confondant amené par des ED antérieurs sur la biomasse aérienne. En effet, ces derniers pourraient potentiellement provenir de mécanismes autres que la complémentarité aérienne. La qualité temporelle des données récoltées au site montréalais du « International Diversity Experiment Network with Trees » (IDENT) présentait une opportunité unique de contrôler d'année en année cet effet confondant. Les pourcentages d'APAR (« Absorbed Photosynthetically Active Radiation ») observés en mélange se sont révélés plus élevés que leurs valeurs attendues selon les monocultures, et cela, indépendamment des ED sur la biomasse aérienne au début de l'année. Ce résultat soutient l'hypothèse (a1) de ce mémoire.

Bien que le temps semblait jouer un rôle déterminant dans ce résultat, l'ED sur la capture de lumière augmentant avec celui-ci, il y aurait possibilité que cet effet ne soit qu'un artefact statistique créé par la transformation des données d'APAR, effectuée afin d'atteindre la normalité. Mais le résultat qui a confronté le plus mes idées, rendant impossible un quelconque support pour l'hypothèse (a2) de ce mémoire, est l'impossibilité de lier ces ED sur la capture de lumière aux futurs ED sur la croissance en surface terrière. Il est discuté qu'une trop grande variabilité dans les mesures de la dimension des tiges a peut-être rendu impossible d'établir la relation avec les accroissements annuels en ED sur la croissance. Ce résultat réduit grandement la portée de cette première étude. Il faut dire que même si l'interception de lumière peut être intéressante en soi à d'autres niveaux écologiques, comme pour la diversité en plantes de sous-bois, cela ne cadrerait pas avec le principal objectif de ce mémoire.

Les quatre hypothèses subséquentes étaient évaluées dans le second article de ce mémoire. L'hypothèse (b1) et (b2) n'ont pas été supportées par les résultats. Le fait

qu'il y ait eu des résultats contrastés entre les ED sur la biomasse aérienne et souterraine lorsqu'analysées séparément ne tirait pas son origine d'un changement dans l'allocation de la biomasse. L'équation utilisée pour évaluer l'ED sur l'allocation contrôlait pour l'identité des espèces et pour leurs contributions au ratio entre biomasse souterraine et aérienne (B:A) observé en mélange. Ce contraste serait plutôt dû au fait que les espèces dominant les mélanges avaient un B:A plus bas que celles y étant dominées.

Cette dernière observation fait directement référence à l'hypothèse (c2) qui est supportée par les évidences. Il a été démontré que les plus petites valeurs de B:A pour les espèces dominantes, et inversement pour les espèces dominées, était la cause très probable d'une surestimation des SE. Comme il a été mentionné dans l'introduction, les SE sont une mesure de la contribution de l'identité des espèces dans les ED nets (NE). Autrement dit, si les espèces qui dominant un mélange, *i.e.* qui ont des rendements relatifs supérieurs aux autres, ont à la base une très grande productivité en monoculture, les NE calculés seront supérieurs de ce simple fait. Cependant, si, à l'ajout de la biomasse souterraine, la différence de la productivité entre les espèces dominées et les espèces dominantes se révèle plus petite, les SE se révéleraient plus petits en réalité. Il est très intéressant de noter que ce phénomène n'affectait pas les effets de complémentarité (CE), qui s'avéraient être plus importants que précédemment établi avec la biomasse aérienne seule. Cette surestimation des SE ne changeait pas la conclusion initiale de la présence de NE généralement positifs dans les mélanges. L'inclusion des racines aux calculs d'ED affectait autrement ces NE. Ils n'étaient pas plus petits avec cette inclusion, infirmant l'hypothèse (c1), mais étaient affectés différemment selon s'ils étaient positifs ou négatifs, les NE positifs étant moins positifs et les négatifs moins négatifs. Cet effet de mitigation concorde avec l'atténuation des différences interspécifiques en termes de biomasse à l'ajout de la partie souterraine.

Suite aux divers résultats présentés dans ce mémoire, il demeure tout de même difficile d'identifier clairement les mécanismes derrière les ED positifs observés au site montréalais d'IDENT. La lumière semblait une piste prometteuse jusqu'au moment où les ED sur l'interception se sont avérés insignifiants dans l'explication des futurs ED sur la croissance. L'allocation de la biomasse étant in affectée par la diversité, aucune conclusion sur la complémentarité souterraine n'a pu être tirée. Le résultat qui aura le plus de portée à mon avis est celui sur la surestimation des SE. Il est mentionné dans l'article du troisième chapitre que le patron qui cause ce biais, *i.e.* les espèces avec une grande vitesse de croissance et ayant des B:A peu élevés, est aussi commun aux plantes herbacées. Ce patron rend possible la surestimation des SE et, par le fait même, la sous-estimation de l'importance de la complémentarité, dans beaucoup d'études BEF. Sans avoir de racines identifiées à l'espèce, mais seulement une idée du B:A pour les espèces en monocultures, il suffit aux chercheurs de vérifier si la dominance en mélange est corrélée aux B:A des espèces en monoculture pour évaluer le risque d'un tel biais.

Plusieurs pistes potentielles restent à explorer pour décortiquer les ED sur la biomasse dans une telle expérience. Bien que les données de lumière utilisées ont l'avantage de représenter directement la réalité sur le terrain, il n'en reste pas moins qu'un modèle d'interception aurait pu être calibré et utilisé dans des simulations. La tentative de faire des inférences sur la complémentarité souterraine à partir d'un changement d'allocation a été vaine, mais des moyens plus directs s'offrent aux futurs chercheurs. Que ce soit très directement à l'aide de méthodes utilisant des isotopes, ou un peu moins directement avec l'échantillonnage des racines à différentes strates.

Finalement, ce travail est un ajout au grandissant volume d'évidences positives et négatives existant sur la relation BEF. Bien qu'aucun processus de complémentarité entre les espèces n'ait clairement été mis à jour, il a été possible de voir que la lumière est potentiellement l'un d'entre eux. Il permet aussi d'émettre un avertissement sur

l'utilisation du partitionnement du NE de Loreau et Hector (2001), une méthode largement utilisée dans le domaine.

BIBLIOGRAPHIE

- Archambault C. (2016). Effet de la diversité spécifique et fonctionnelle des arbres sur la densité et profondeur d'enracinement. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal. 87 p.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. et Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, arXiv, 1406.5823. doi:10.18637/jss.v067.i01
- Bessler, H., Temperton, V. M., Roscher, C., Buchmann, N., Schmid, B., Schulze, E., ... Engels, C. (2009). Aboveground overyielding in grassland mixtures is associated with reduced biomass partitioning to belowground organs. *Ecology*, 90(6), 1520-1530. doi:10.1890/08-0867.1
- Binkley, D. (2003). Seven decades of stand development in mixed and pure stands of conifers and nitrogen-fixing red alder. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 2274-2279. doi:10.1139/x03-158
- Bloom, A. J., Chapin, F. S. et Mooney, H. A. (1985). Ressource limitation in plants-an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 363-392.
- Bolte, A. et Villanueva, I. (2006). Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) karst.). *European Journal of Forest Research*, 125, 15-26. doi:10.1007/s10342-005-0075-5
- Brassard, B. W., Chen, H. Y. H., Bergeron, Y. et Paré, D. (2011). Differences in fine root productivity between mixed- and single-species stands. *Functional Ecology*, 25, 238-246. doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01769.x
- Cairns, M. A., Brown, S., Helmer, E. H., Baumgardner, G. A., Cairns, M. A., Brown, S., ... Baumgardner, G. A. (1997). Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 111(1), 1-11. doi:10.1007/s004420050201
- Caliman, A., Pires, A. F., Esteves, F. A., Bozelli, R. L. et Farjalla, V. F. (2010). The

- prominence of and biases in biodiversity and ecosystem functioning research. *Biodiversity and Conservation*, 19, 651-664. doi:10.1007/s10531-009-9725-0
- Canham, C. D., Berkowitz, A. R., Kelly, V. R., Lovett, G. M., Ollinger, S. V. et Schnurr, J. (1996). Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(9), 1521-1530. doi:10.1139/x26-171
- Cardinale, B. J., Wright, J. P., Cadotte, M. W., Carroll, I. T., Hector, A., Srivastava, D. S., ... Weis, J. J. (2007). Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(46), 18123-18128. doi:10.1073/pnas.0709069104
- Cardinale, B. J., Matulich, K. L., Hooper, D. U., Byrnes, J. E., Duffy, E., Gamfeldt, L., ... Gonzalez, A. (2011). The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany*, 98(3), 572-592. doi:10.3732/ajb.1000364
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 489, 326-326. doi:10.1038/nature11373
- DeClerck, F. A. J., Barbour, M. G. et Sawyer, J. O. (2005). Resource use efficiency as a function of species richness and stand composition in upper montane conifer forests of the Sierra Nevada. *Journal of Vegetation Science*, 16(4), 443-452. doi:10.1111/j.1654-1103.2005.tb02384.x
- Domisch, T., Finér, L., Dawud, S. M., Vesterdal, L. et Raulund-Rasmussen, K. (2014). Does species richness affect fine root biomass and production in young forest plantations? *Oecologia*, 177, 581-594. doi:10.1007/s00442-014-3107-3
- Forest Products Laboratory - USDA. (1999). Wood handbook - Wood as an engineering material. General Technical Report FPL-GTR-190.
- Forrester, D. I., Bauhus, J., Cowie, A. L. et Vanclay, J. K. (2006). Mixed-species plantations of Eucalyptus with nitrogen-fixing trees: a review. *Forest Ecology and Management*, 233, 211-230. doi:10.1016/j.foreco.2006.05.012
- Forrester, D. I. et Albrecht, A. T. (2014). Light absorption and light-use efficiency in

- mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *Forest Ecology and Management*, 328, 94-102. doi:10.1016/j.foreco.2014.05.026
- Fox, J. W. (2005). Interpreting the « selection effect » of biodiversity on ecosystem function. *Ecology Letters*, 8(8), 846-856. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00795.x
- Hartley, M. (2002). Rationale and methods for conservating biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management*, 155, 81-95.
- Helmisaari, H. S., Makkonen, K., Kellomaki, S., Valtonen, E. et Malkonen, E. (2002). Below- and above-ground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland. *Forest Ecology and Management*, 165, 317-326. doi:10.1016/S0378-1127(01)00648-X
- Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E. K., Hungate, B. A., Matulich, K. L., ... O'Connor, M. I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486(7401), 105-108. doi:10.1038/nature11118
- Huston, M. a. (1997). Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110, 449-460.
- Isbell, F., Tilman, D., Polasky, S. et Loreau, M. (2014). The biodiversity-dependent ecosystem service debt. *Ecology Letters*, 18(2), 1-26. doi:10.1111/ele.12393
- Jacob, M., Leuschner, C. et Thomas, F. M. (2010). Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity. *Annals of Forest Science*, 67, 503-503. doi:10.1051/forest/2010005
- Jewell, M. D. (2013). Tree diversity, above-below ground interactions and leaf litter decomposition. *Mémoire de maîtrise, Université de Sherbrooke*.
- Klironomos, J. N., McCune, J., Hart, M. et Neville, J. (2000). The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters*, 3, 137-141. doi:10.1046/j.1461-0248.2000.00131.x
- Kobe, R. K., Iyer, M. et Walters, M. B. (2010). Optimal partitioning theory revisited: nonstructural carbohydrates dominate root mass responses to nitrogen. *Ecology*,

91(1), 166-179. doi:10.1890/09-0027.1

- Laliberté, E. et Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305. doi:10.1890/08-2244.1
- Lang, A. C., von Oheimb, G., Scherer-Lorenzen, M., Yang, B., Trogisch, S., Bruelheide, H., ... Härdtle, W. (2014). Mixed afforestation of young subtropical trees promotes nitrogen acquisition and retention. *Journal of Applied Ecology*, 51, 224-233. doi:10.1111/1365-2664.12157
- Lei, P., Scherer-Lorenzen, M. et Bauhus, J. (2012). The effect of tree species diversity on fine-root production in a young temperate forest. *Oecologia*, 169, 1105-1115. doi:10.1007/s00442-012-2259-2
- Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., ... Reich, P. B. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309), aaf8957-aaf8957. doi:10.1126/science.aaf8957
- Litton, C. M., Ryan, M. G., Tinker, D. B. et Knight, D. H. (2003). Belowground and aboveground biomass in young postfire lodgepole pine forests of contrasting tree density. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 351-363. doi:10.1139/x02-181
- Loreau, M. (1998). Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, 82, 600-602. doi:10.2307/3546381
- Loreau, M. et Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412(6842), 72-76. doi:10.1038/35083573
- Loreau, M. (2010). Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 365, 49-60. doi:10.1098/rstb.2009.0155
- Lovelock, C. E. et Ewel, J. J. (2005). Links between tree species, symbiotic fungal diversity and ecosystem functioning in simplified tropical ecosystems. *New Phytologist*, 167, 219-228.
- McCarthy, M. C. et Enquist, B. J. (2007). Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass

- allocation. *Functional Ecology*, 21, 713-720. doi:10.1111/j.1365-2435.2007.01276.x
- Meinen, C., Hertel, D. et Leuschner, C. (2009). Biomass and morphology of fine roots in temperate broad-leaved forests differing in tree species diversity: is there evidence of below-ground overyielding? *Oecologia*, 161, 99-111. doi:10.1007/s00442-009-1352-7
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and human well-being: synthesis* (vol. 5). Island Press, Washington, DC. URL:<http://www.who.int/entity/globalchange/ecosystems/ecosys.pdf><http://www.loc.gov/catdir/toc/ecip0512/2005013229.html>
- Monteith, J. L. (1977). Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. doi:10.1098/rstb.1977.0140
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M. et Bugmann, H. (2011). Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters*, 14, 1211-1219. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x
- Murphy, G. E. P. et Romanuk, T. N. (2014). A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances. *Ecology and Evolution*, 4, 91-103. doi:10.1002/ece3.909
- Nadrowski, K., Wirth, C. et Scherer-Lorenzen, M. (2010). Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2(1-2), 75-79. doi:10.1016/j.cosust.2010.02.003
- Naeem, S. (2002). Ecosystem consequences of biodiversity loss : the evolution of a paradigm. *Ecology*, 83(6), 1537-1552. doi:10.1890/0012-9658(2002)083[1537:ECOBLT]2.0.CO;2
- Niinemets, Ü. et Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, 76(4), 521-547. doi:10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2
- Oelmann, Y., Potvin, C., Mark, T., Werther, L., Tapernon, S. et Wilcke, W. (2010). Tree mixture effects on aboveground nutrient pools of trees in an experimental

- plantation in Panama. *Plant and Soil*, 326, 199-212. doi:10.1007/s11104-009-9997-x
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. et Wagner, H. (2015). *vegan*: community ecology package. R package version 2.2-1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ospina, R. et Ferrari, S. L. P. (2009). Inflated beta distributions. *Statistical Papers*, 51(1), 111-126. doi:10.1007/s00362-008-0125-4
- Paquette, A., Bouchard, A. et Cogliastro, A. (2007). A less restrictive technique for the estimation of understory light under variable weather conditions. *Forest Ecology and Management*, 242(2-3), 800-804. doi:10.1016/j.foreco.2007.01.067
- Paquette, A. et Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 170-180. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x
- Peichl, M. et Arain, M. A. (2007). Allometry and partitioning of above- and belowground tree biomass in an age-sequence of white pine forests. *Forest Ecology and Management*, 253, 68-80. doi:10.1016/j.foreco.2007.07.003
- Polley, H. W., Wilsey, B. J. et Derner, J. D. (2003). Do species evenness and plant density influence the magnitude of selection and complementarity effects in annual plant species mixtures? *Ecology Letters*, 6(3), 248-256. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00422.x
- Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P. et Mommer, L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analysis of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193, 30-50. doi:10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x
- Pretzsch, H. (2005). Diversity and productivity in forests: evidence from long-term experimental plots. *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal systems*, 176, 41-64. doi:10.1007/3-540-26599-6_3
- Purves, D. et Pacala, S. (2008). Predictive models of forest dynamics. *Science*, 320(5882), 1452-1453. doi:10.1126/science.1155359

- R Core Team (2015). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL:<http://www.R-project.org/>.
- Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Walters, M. B., Vanderklein, D. W. et Buschena, C. (1998). Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology*, 12(3), 327-338. doi:10.1046/j.1365-2435.1998.00208.x
- Reich, P. B. (2002). Root-shoot relations: optimality in acclimitization and adaptation or the « Emperor's new clothes »? *Plant Roots: the hidden half* (pp. 205-220).
- Reich, P. B., Tilman, D., Isbell, F., Mueller, K., Hobbie, S. E., Flynn, D. F. B. et Eisenhauer, N. (2012). Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science*, 336(6081), 589-592. doi:10.1126/science.1217909
- Richards, A. E., Forrester, D. I., Bauhus, J. et Scherer-Lorenzen, M. (2010). The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiology*, 30, 1192-1208. doi:10.1093/treephys/tpq035
- Ricketts, T. H., Watson, K. B., Koh, I., Ellis, A. M., Nicholson, C. C., Posner, S., ... Sonter, L. J. (2016). Disaggregating the evidence linking biodiversity and ecosystem services. *Nature Communications*, 7, 13106. doi:10.1038/ncomms13106
- Rigby, R. A., Stasinopoulos, D. M. et Lane, P. W. (2005). Generalized additive models for location, scale and shape. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C: Applied Statistics*, 54(3), 507-554. doi:10.1111/j.1467-9876.2005.00510.x
- Rivest, D., Paquette, A., Shipley, B., Reich, P. B. et Messier, C. (2015). Tree communities rapidly alter soil microbial resistance and resilience to drought. *Functional Ecology*, 29(4), 570-578. doi:10.1111/1365-2435.12364
- Rosseel, Y. (2012). lavaan: an R package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software*, 48(2), 1-36. URL:<http://www.jstatsoft.org/v48/i02/>
- Rudgers, J. A., Koslow, J. M. et Clay, K. (2004). Endophytic fungi alter relationships between diversity and ecosystem properties. *Ecology Letters*, 7, 42-51.

doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00543.x

- Sapijanskas, J., Potvin, C. et Loreau, M. (2013). Beyond shading: litter production by neighbours contributes to overyielding in tropical trees. *Ecology*, 94(4), 941-952. doi:10.1890/12-0337.1
- Sapijanskas, J., Paquette, A., Potvin, C., Kunert, N. et Loreau, M. (2014). Tropical tree diversity enhances light capture through crown plasticity and spatial and temporal niche differences. *Ecology*, 95(9), 2479-2492. doi:10.1890/13-1366.1
- Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E. D., Don, A., Schumacher, J. et Weller, E. (2007). Exploring the functional significance of forest diversity: a new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9, 53-70. doi:10.1016/j.ppees.2007.08.002
- Schmid, B., Hector, A., Saha, P. et Loreau, M. (2008). Biodiversity effects and transgressive overyielding. *Journal of Plant Ecology*, 1(2), 95-102. doi:10.1093/jpe/rtn011
- Seidel, D., Leuschner, C., Scherber, C., Beyer, F., Wommelsdorf, T., Cashman, M. J. et Fehrmann, L. (2013). The relationship between tree species richness, canopy space exploration and productivity in a temperate broad-leaf mixed forest. *Forest Ecology and Management*, 310, 366-374. doi:10.1016/j.foreco.2013.08.058
- Smithson, M. et Verkuilen, J. (2006). A better lemon squeezer? Maximum-likelihood regression with beta-distributed dependent variables. *Psychological methods*, 11(1), 54-71. doi:10.1037/1082-989X.11.1.54
- Spehn, A. E. M., Hector, A., Joshi, J., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., ... Schul, E. (2005). Ecosystem effects of biodiversity manipulations in european grasslands. *Ecological Monographs*, 75(1), 37-63. doi:10.1890/03-4101
- Srivastava, D. S. et Vellend, M. (2005). Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(2005), 267-294. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152636
- Templer, P. H. et Dawson, T. E. (2004). Nitrogen uptake by four tree species of the Catskill Mountains, New York: implications for forest N dynamics. *Plant and*

Soil, 262, 251-261. doi:10.1023/B:PLSO.0000037047.16616.98

- Tobner, C. M., Paquette, A., Reich, P. B., Gravel, D. et Messier, C. (2014). Advancing biodiversity-ecosystem functioning science using high-density tree-based experiments over functional diversity gradients. *Oecologia*, 174, 609-621. doi:10.1007/s00442-013-2815-4
- Tobner, C. M., Paquette, A., Gravel, D., Reich, P. B., Williams, L. J. et Messier, C. (2016). Functional identity is the main driver of diversity effects in young tree communities, *Ecology Letters*. doi:10.1111/ele.12600
- Trogisch, S. (2012). The functional significance of tree diversity for soil N-pools, leaf litter decomposition and N-uptake complementarity in subtropical forests in China. Thèse de doctorat, ETH Zurich. 136 p.
- Unger, M., Homeier, J. et Leuschner, C. (2013). Relationships among leaf area index, below-canopy light availability and tree diversity along a transect from tropical lowland to montane forests in NE Ecuador. *Tropical Ecology*, 54(1), 33-45.
- Vellend, M., Baeten, L., Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Beauséjour, R., Brown, C. D., ... Wipf, S. (2013). Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(48), 19456-9. doi:10.1073/pnas.1312779110
- Verheyen, K., Vanhellemont, M., Auge, H., Baeten, L., Baraloto, C., Barsoum, N., ... Scherer-Lorenzen, M. (2016). Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations. *Ambio*, 45(1), 29-41. doi:10.1007/s13280-015-0685-1
- Vilà, M., Vayreda, J., Gracia, C. et Ibáñez, J. J. (2003). Does tree diversity increase wood production in pine forests? *Oecologia*, 135, 299-303. doi:10.1007/s00442-003-1182-y
- Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., ... Trasobares, A. (2013). Disentangling biodiversity and climatic determinants of wood production. *PLoS ONE*, 8(2). doi:10.1371/journal.pone.0053530
- Vojtech, E., Loreau, M., Yachi, S., Spehn, E. M. et Hector, A. (2008). Light partitioning in experimental grass communities. *Oikos*, 117, 1351-1361.

doi:10.1111/j.2008.0030-1299.16700.x

- Wardle, D. A. (2016). Do experiments exploring plant diversity-ecosystem functioning relationships inform how biodiversity loss impacts natural ecosystems? *Journal of Vegetation Science*, 27(3), 646-653. doi:10.1111/jvs.12399
- Williams, L., Paquette, A., Cavender-Bares, J., Messier, C. & Reich, P.B. (sous révision) Spatial complementarity in tree crowns drives overyielding in species mixtures.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827. doi:10.1038/nature02403
- Yachi, S. et Loreau, M. (2007). Does complementary resource use enhance ecosystem functioning? A model of light competition in plant communities. *Ecology Letters*, 10, 54-62. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00994.x
- Zeugin, F., Potvin, C., Jansa, J. et Scherer-Lorenzen, M. (2010). Is tree diversity an important driver for phosphorus and nitrogen acquisition of a young tropical plantation? *Forest Ecology and Management*, 260(9), 1424-1433. doi:10.1016/j.foreco.2010.07.020
- Zhang, Y., Chen, H. Y. H. et Reich, P. B. (2012). Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100, 742-749. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x